



## 저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

농학석사 학위논문

중왕산 신갈나무림에서  
생강나무 개체군 구조와 생육 특성

Population structure and growth  
characteristics of *Lindera obtusiloba* Blume  
in *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.  
stands on Mt. Joongwang

2019년 8월

서울대학교 대학원  
산림과학부 산림환경학전공  
정 지 선

중왕산 신갈나무림에서  
생강나무 개체군 구조와 생육 특성

Population structure and growth  
characteristics of *Lindera obtusiloba* Blume  
in *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.  
stands on Mt. Joongwang

지도교수 박 필 선

이 논문을 농학석사 학위논문으로 제출함  
2019년 8월

서울대학교 대학원  
산림과학부 산림환경학전공  
정 지 선

정지선의 석사 학위논문을 인준함  
2019년 8월

위 원 장 강 규 석 (인)

부 위 원 장 박 필 선 (인)

위 원 김 현 석 (인)

## 초 록

생강나무(*Lindera obtusiloba* Blume)는 녹나무과(Lauraceae)에 속하는 자웅이주 관목으로 우리나라의 산림에 널리 분포한다. 본 연구는 생강나무의 성 간 개체 생육 특성, 임내 환경에 대한 반응과 개체군 구조를 구명하는데 그 목적이 있다. 강원도 중왕산 신갈나무(*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.)림 내 생강나무 개체군을 대상으로 수나무와 암나무, 미성숙 개체의 생육 및 생활사적 특성, 개체군 성비 및 공간 분포 양상을 조사하였다. 중왕산 신갈나무림에서 생강나무 개체군의 성비는 0.53으로 유의한 차이가 없었으며, 연령 및 크기 커짐에 따라 수나무의 밀도가 높아졌다. 생강나무 성숙 개체 간 수고는 유의한 차이가 없었으나, 평균 근원경은 수나무 11.41 cm, 암나무 9.67 cm로 수나무가 컸고( $P < 0.01$ ), 평균 경화지 수는 수나무 3.52 개, 암나무 3.09개, 연화지 수는 수나무 4.51 개, 암나무 3.53 개로 수나무가 암나무보다 많았다( $P < 0.01$ ). 이러한 이형성은 개체군 내 상층 수목의 밀도 및 피도, 지표면 암석 비율, 토양 유기물 함량이 증가할수록 암나무 대비 수나무의 크기 및 개수가 증가하였다. 또한, 수나무가 암나무보다 긴 수명을 가지고, 개화에 많은 투자를 하는 반면( $P < 0.001$ ), 암나무는 수나무보다 상대적으로 생식기관에 많은 투자를 하는 등 다양한 생활사적 특징에서 이형성이 관측되었다. 성숙기에 도달하는 평균 연령은 수나무 20.4년, 암나무 20.3년, 성숙기에 도달하는 평균 수고는 수나무 2.62 m, 암나무 2.72 m로 성숙 개체 간 차이가 없었다. 미성숙 개체의 경우 평균 연령 13.2년생, 평균 수고 1.67 m이었으며, 조사지 전체에서 최대 28.0년생까지도 미성숙인 상태로 유지되는 개체가 확인되었다. 생강나무 개체군에서 성숙 개체 간에 뚜렷한 공간적 분리 현상은 관측되지 않았으며, 성숙 개체 간, 성숙 개체와 미성숙 개체 간,

그리고 상층 수목과 생강나무 개체 간의 분포는 임의분포로 나타났다. 생강나무 개체의 줄기는 평균 7.72 개로 다수의 ramet을 발생시켜 개체 내 갱신을 하는 전략을 택하고 있었으며, 상층의 구조에서 기인한 조사지 별 광 환경의 차이가 개체군 내 치수의 발생 및 생존에 영향을 주었다. 상층 및 임상기질이 생강나무 개체의 생육과 생활사적 측면에 있어서의 성적 이형성, 성비 구조 변화 및 개체군의 갱신 전략에 영향을 주므로, 상층 수관 및 임상에 대한 산림 관리 시 자웅이주 관목의 성 간 임내 환경에 대한 반응의 차이를 고려한 세심한 관리가 필요하다.

**주요어:** 자웅이주, 관목, 개체군 구조, 생육 특성, 성비, 성적 이형성, 임의 분포, 갱신

**학 번:** 2017-22130

# 목 차

제 1 장 서 론 .....	1
1. 연구 배경 .....	1
2. 연구 목적 .....	4
제 2 장 연구사 .....	5
1. 자웅이주 식물 .....	5
1.1. 자웅이주 식물의 진화와 생태적 특성 .....	5
1.2. 자웅이주 식물의 성비 .....	6
1.3. 자웅이주 식물의 생활사에 있어서의 성적 이형성 .....	9
2. 생강나무 .....	11
2.1. 생강나무의 분포 .....	11
2.2. 생강나무의 생태 .....	15
2.3. 생강나무와 근연종의 성 체제를 고려한 생태적 특성 .....	16
제 3 장 재료 및 방법 .....	18
1. 연구 대상지 .....	18
2. 매목조사 및 조사지 입지환경 .....	21
3. 생강나무 개체 특성 및 개체군 구조 조사 .....	24
3.1. 생강나무 개체 생육 특성 조사 .....	24
3.2. 개체군 성비 조사 .....	25
3.3. 개체 공간 분포 조사 .....	25
3.4. 생강나무 시료 채취 .....	26
4. 자료 분석 .....	28
4.1. 개체군 구조 분석 .....	28
4.2. 생육 특성 분석 .....	29

4.3. 공간 분포 양상 분석 .....	32
<b>제 4 장 결 과 .....</b>	<b>35</b>
1. 생강나무 개체군 구조 .....	35
1.1. 생강나무 개체군 밀도 및 구성 비율 .....	35
1.2. 수고급 분포 및 근원경급 분포 .....	38
1.3. 연령 분포 .....	40
2. 생강나무 개체군 성비 .....	44
3. 생강나무 생육 특성 .....	46
3.1. 수고 및 근원경 .....	46
3.2. 지상부 줄기 수 .....	48
3.3. 생육 특성에 따른 성적 이형성 지수 도출 .....	50
3.4. 상층, 임상 기질, 성비와 성적 이형성의 관계 .....	52
3.5. 성엽 Specific Leaf Area .....	56
3.6. 꽃 특성 .....	58
4. 생강나무 개체군 공간 분포 .....	67
4.1. 일변량 분석 .....	67
4.2. 이변량 분석 .....	73
4.3. 최근린 개체 분할표 분석을 통한 분리도 측정 .....	80
4.4. 수나무와 암나무의 유집 양상 .....	85
<b>제 5 장 고 찰 .....</b>	<b>87</b>
1. 생강나무 개체군의 갱신 전략 .....	87
1.1. Ramet을 통한 개체 내 갱신 .....	87
1.2. 종자에 의한 갱신 .....	88
2. 생강나무의 성적 이형성 .....	89
2.1. 생장 측면에서의 성적 이형성 .....	89

2.2. 생활사적 측면에서의 성적 이형성 .....	90
3. 생강나무 개체군의 성비 구조 변화 .....	93
제 6 장 결 론 .....	96
인용 문헌 .....	97
Abstract .....	111



## List of Tables

Table 1. Density, coverage and importance value of woody species in the study sites .....	22
Table 2. Topographic and soil characteristics of the study sites .....	23
Table 3. Profile and sex ratio of <i>Lindera obtusiloba</i> Blume populations in the study sites. ....	36
Table 4. Mean age, minimum age, and maximum age of male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in each study site. ...	42
Table 5. Mean height, mean DRC, and mean DRC of the largest ramet of male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in each study site. Kruskal-Wallis test for comparison between male, female and non-reproductive individuals and Wilcoxon rank-sum test for comparison between male and female performed. ....	47
Table 6. Mean no. of old ramet, mean no. of new ramet, mean DRC of old ramet and mean DRC of new ramet of male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in each study site. Kruskal-Wallis test for comparison between male, female and non-reproductive individuals and Wilcoxon rank-sum test for comparison between male and female performed. ....	49
Table 7. Sexual dimorphism indices with respect to growth traits of male and female <i>L. obtusiloba</i> Blume in each study site. ....	51
Table 8. Linear regression analyses ( $R^2$ and significance levels) for the relationship between density, sex ratio and sexual dimorphism indices (SDIs) and site dependent environment variables. ....	53
Table 9. Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in Site 1. $S$ is the segregation index, $Z$ is the	

	z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the Z statistics and the randomization distribution estimated by random labellings. ....	81
Table 10.	Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in Site 2. <i>S</i> is the segregation index, <i>Z</i> is the z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the Z statistics and the randomization distribution estimated by random labellings. ....	82
Table 11.	Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume in Site 3. <i>S</i> is the segregation index, <i>Z</i> is the z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the Z statistics and the randomization distribution estimated by random labellings. ....	83
Table 12.	Result of $X^2$ test for <i>L. obtusiloba</i> Blume data in each study site. ....	84
Table 13.	Frequency of nearest-neighbor and mean distance (m) to nearest-neighbor between male and female <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in each study site. ....	86

## List of Figures

Figure 1. Distribution of <i>Lindera obtusiloba</i> Blume in East Asia region. Coordinate dataset was accessed through the GBIF network ( <i>Lindera obtusiloba</i> Blume in GBIF Secretariat, 2017). .....	13
Figure 2. Distribution map of <i>L. obtusiloba</i> Blume in the Korean Peninsula (Chang and Kim, 2015). Red dots: specimen collected before 1945; blue dots: specimen from the T.B.Lee Herbarium (SNUA); green dots: specimen from Korea National Herbarium (KH). ....	14
Figure 3. Study sites in Mt. Joonwang. Each plot (1, 2, 3) covers 0.4 ha, 0.6 ha, 0.3 ha, respectively (Black rectangular area). ....	19
Figure 4. Locations of plots of each study site, 20 m x 20 m subplot for diameter measurement within a plot and individual <i>L. obtusiloba</i> Blume in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3. ....	20
Figure 5. Composition of <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in each study site. (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3. ....	37
Figure 6. Height (a, b, c) and diameter at root collar (d, e, f) distributions of three <i>L. obtusiloba</i> Blume populations. (a) and (d) are site 1, (b) and (e) are site 2, (c) and (f) are site 3. .... .....	39
Figure 7. Linear regression of diameter at root collar and age of <i>L. obtusiloba</i> Blume. (a) male and female, (b) reproductives. ....	41
Figure 8. Age distribution of <i>L. obtusiloba</i> Blume populations in each study site. (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3. ....	43
Figure 9. Age class and sex ratio of <i>L. obtusiloba</i> Blume population in each study site. Numbers inside the bar indicate frequency of individuals in each class. Asterisks indicate significance levels	

	(* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ ). .....	45
Figure 10.	Linear regression analyses for the relationship between 4 site dependent environmental variables ((a) surface rock coverage, (b) soil organic matter, (c) density of overstory trees, (d) coverage of overstory trees) and 5 sexual dimorphism indices (height, DRC, DRC of the largest ramet, number of old ramet, number of new ramet). Asterisks indicate significance levels (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ ). .....	54
Figure 11.	Linear regression analyses for the relationship between sex ratio and 5 sexual dimorphism indices (height, DRC, DRC of the largest ramet, number of old ramet, number of new ramet). Asterisks indicate significance levels (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ ). .....	55
Figure 12.	Specific leaf area ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) of male and female <i>L. obtusiloba</i> Blume in site 1. ....	57
Figure 13.	Dry mass and (b) water contents of male and female inflorescence clusters. Asterisks indicate significance levels (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ , NS not significant). ....	59
Figure 14.	The relationship between height and dry mass of male and female inflorescence clusters of <i>L. obtusiloba</i> Blume in the study sites. Asterisks indicate significance levels (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ ). .....	61
Figure 15.	The relationship between height and 4 floral traits ((a) floral diameter (mm), (b) pedicel length (mm), (c) involucre bract length (mm), and (d) involucre bract width (mm)) of male flowers in each study sites. Asterisks indicate significance levels derived from ANOVA (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ , NS not significant). .....	63
Figure 16.	The relationship between height (m) and number of characters of male flowers in the study sites. Asterisks indicate significance levels (* $P < 0.05$ , ** $P < 0.01$ , *** $P < 0.0001$ ). ..	64
Figure 17.	(a) Total Nitrogen (%), (b) total phosphorus ( $\text{mg kg}^{-1}$ ), and	

(c) potassium ( $\text{mg kg}^{-1}$ ) of male and female flowers. ....	66
Figure 18. Location and density (left) and $K$ function (right) of total <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3. ....	68
Figure 19. $K$ function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in site 1. Small rectangular box indicates density of individuals. ....	70
Figure 20. $K$ function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in site 2. Small rectangular box indicates density of individuals. ....	71
Figure 21. $K$ function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in site 3. Small rectangular box indicates density of individuals. ....	72
Figure 22. Cross- $K$ function for bivariate point between male and female (left box), male and non-reproductive (middle box), and female and non-reproductive (right box) <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3. ....	74
Figure 23. Cross- $K$ function for bivariate point between reproductive and non-reproductive <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3. ....	76
Figure 24. Cross- $K$ function for bivariate point between overstory trees (black diamond in a small square box) and total <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals (empty circle in a small square box) in site 1. (a) 20 m $\times$ 20 m plot 1, (b) 20 m $\times$ 20 m plot 2, and (c) 20 m $\times$ 20 m plot 3. ....	78
Figure 25. Cross- $K$ function for bivariate point between overstory trees (black diamond in a small square box) and total <i>L. obtusiloba</i> Blume individuals (empty circle in a small square box) in site 2. (a) 20 m $\times$ 20 m plot 1, (b) 20 m $\times$ 20 m plot 2, and (c) 20 m $\times$ 20 m plot 3. ....	79

# 제 1 장 서 론

## 1. 연구 배경

우리나라에 자생하는 식물 집단은 다양한 성 체제(sexual system)를 가지며, 이 중 자웅이주(dioecious) 식물은 전체 피자식물(angiosperm) 중 약 6.6 %에 불과한 것으로 알려져 있다(장선영, 2005). 자웅이주 식물은 전 세계적으로도 피자식물 중 6 % 내외인 것으로 보고되고 있으며(Renner, 2014), 열대기후에서 상대적으로 높은 비율로 출현하는 반면(Sakai et al., 1995b), 우리나라가 속해있는 온대기후의 목본식물에 있어서 드물고, 더욱이 온대기후의 관목성 생육형을 가지는 식물에서 매우 드물게 나타나는 것으로 알려져 있다(Bawa and Opler, 1975).

자웅이주 식물에 있어 성비(sex ratio)와 성적 이형성(sexual dimorphism), 그리고 암·수식물 간 공간 분포는 개체군 전체의 존속에 있어 매우 중요한 요소로 작용한다. 성비는 현존 개체군의 번식적 성패를 반영한 결과이자 이를 좌우하는 요인으로서 종에 따라 그리고 같은 종의 경우에도 개체군이 처해있는 환경 조건에 따라 다양한 양상으로 관찰되는데, 암·수식물의 자원 이용과 미소 서식지 환경에 대한 적응력의 차이는 종종 편향된 성비 구조를 낳고 이것이 개체군의 성장 및 유지에 영향을 미치게 된다(Lloyd and Webb, 1977; Bawa et al., 1982; Delph et al., 1993; Cipollini and Whigham, 1994.; Allen and Antos, 1993; Lovett Doust and Lovett Doust, 1988). 또한, 암·수식물의 차별화된 자원 배분 양상은 생활사에 있어서 성 간 이형성으로 표현되기도 하며(Lloyd and Webb, 1977; Allen and Antos, 1993; Delph, 1999), 자원 이용을 두고 경쟁하는 과정에서 암·수식물이 특정 자원을 선호하는 경향이 때로 이들의

공간적 분포에 영향을 미치기도 한다(Bierzzychudek and Eckhart, 1988). 따라서 다른 성 체제를 갖는 식물 집단과 달리 자웅이주 식물의 개체군 동태에 대한 정확한 이해를 위해서는 성비를 포함한 성과 관련된 암·수식물의 생태적 특성과 공간적 상호작용에 대한 이해가 전제되어야 한다(Freeman et al., 1976; Delph, 1999; 신수경, 2012; Wall et al., 2013).

생강나무(*Lindera obtusiloba* Blume)는 녹나무과(Lauraceae)에 속하는 자웅이주 관목으로, 한반도 삼림식생형에 따른 식물사회학적 식생분류 체계에 따르면 신갈나무, 철쭉(*Rhododendron schlippenbachii* Maxim.), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom.) 등과 함께 우리나라 냉온대 중부 낙엽활엽수림대인 신갈나무-생강나무아군단(Lindero-Quercenion mongolicae Kim 1992)의 대표적인 표징종(character species) 중 하나이다(Kim, 1990; Kim 1992). 생강나무는 타 수종과의 화합성이 강하며 양분 조건에 크게 구애받지 않고 생육이 가능하여 우리나라의 다양한 산림 환경 내에서 관찰되는 특징이 있다(심경구 등, 1999). 이러한 이유로 생강나무는 기후변화에 따라 예상되는 국내 산림식물종의 생육환경 변화에 대한 장기 예측과 관리를 도모하기 위해 2009년부터 산림청에서 수행한 기후변화 취약 산림식물종의 보전·적응 사업의 관심종으로 선정되어 기후변화에 따른 생물계절(phenology) 관찰에 활용되기도 하였다(산림청·국립수목원, 2010). 기후변화는 상당수의 자웅이주 식물 집단에서도 성비 편향을 가속화시켜 개체군 존속에 위협을 가져올 것으로 보인다(Hultine et al., 2016). 특히 생강나무와 같이 임내에서 하층을 구성하는 자웅이주 관목의 경우 광, 유기물 및 무기물 등 양분 이용 측면에서 상층을 이루는 수목이 하층 식생에 미치는 영향에 더해 상층 또는 임상 조건의 변화에 따라 보이게 될 암·수식물간 반응의 차이가 기후변화와 맞물려 개체군의 구조 및 동태에 복잡한 양상이 전개될 것으로 예상된다.

생강나무는 생육 특성에 있어서 분명한 성적 이형성을 보이지는 않는 것으로 알려져 있다(Dupont and Kato, 1999a; Dupont and Kato 1999b). 다만, 성간 꽃 크기에 있어서 차이를 보이며, 암나무가 수나무에 비해 초식에 의한 잎 포식 피해가 심한 것으로 알려져 있다(Dupont and Kato, 1999a). 개체군의 성비 또한 차이가 없는 것으로 보고되고 있다(Dupont and Kato, 1999a; Dupont, 2002). 하지만, 생강나무는 건조 기후에 특히 민감한 것으로 알려져 있다(Ye et al., 2017). 자웅이주 식물에서 수식물이 암식물에 비해 상대적으로 건조한 환경에 강한 적응력을 보이는 것으로 미루어 볼 때(Hultine et al., 2016), 향후 기후변화가 진전됨에 따라 국내 생강나무 개체군에서 수편향의 성비 구조가 발생될 것으로 예상된다. 하지만, 국내의 다양한 산림 환경에서 출현하는 생강나무의 광범위한 서식지 친화성 등을 미루어볼 때, 다양한 발달 국면에 있는 생강나무 개체군을 정확히 진단하기 위해서는 국내산 생강나무의 성 체제를 고려한 개체 생육 특성과 생강나무 개체군의 구조 및 동태에 대한 이해가 전제되어야 한다.



## 2. 연구 목적

본 연구에서는, 첫째, 신갈나무림에서 생강나무 개체군에는 어떤 성비 구조가 관찰되는지, 둘째, 수나무와 암나무의 자원배분 양상과 크기, 생장량 등에서 성적 이형성 또는 갱신 전략에서의 차이가 나타나는지, 셋째, 성적 이형성이 나타난다면 이것이 임내 여러 환경 요소들과 어떤 관계가 있는지, 넷째, 생강나무 수나무와 암나무의 성 간 차이에서 기인한 생육 특성이 개체군의 구조적 특징과 공간 분포와는 어떤 관계가 있는지 등을 종합적으로 고찰하고자 하였다.

## 제 2 장 연구사

### 1. 자웅이주 식물

#### 1.1. 자웅이주 식물의 진화와 생태적 특성

자웅이주 식물(dioecious plants)은 암꽃과 수꽃이 서로 분리된 개체에 달리는 성 체제를 갖는 식물 집단으로, 육상식물 전체 분류군에서 매우 드물게 나타난다. 과거에 수행된 연구들에서 지역 그리고 계통정보의 양과 수준에 따라 편차가 있기는 하지만(Lewis, 1942; Godley, 1979; Fox, 1985; Lloyd, 1985; Renner and Ricklefs, 1995; Sakai et al., 1995a; Anderson et al., 2000; Ming et al., 2011), 육상식물의 성 체제에 대한 최근 논문에 따르면, 피자식물(angiosperm)의 경우 전체 26만 여 종(the Angiosperm Phylogeny website 기준) 중 175과 987속 15,600 종인 약 6%(Renner, 2014), 나자식물(gymnosperm)의 경우 전체 1033 종 중 667 종인 약 65%가 자웅이주성(dioecy)의 성 체제를 갖는 것으로 알려져 있다(Walas et al., 2018).

자웅이주성 성 체제는 식물의 교배 시스템 내에서 다양한 진화 경로를 통해 선택된 것으로 보인다(Bawa, 1980, Charlesworth, 2002; Henry et al., 2018). 다수의 연구에서 자웅이주성은 식물의 근교에 따른 약세 현상(inbreeding depression) 때문에 유전적 이점을 지닌 이계교배(outcrossing) 형태의 교배 방식이 선택되어 진화한 결과이거나(Darwin, 1877; Lloyd, 1972; Smith, 1978; Charlesworth and Charlesworth, 1978; Thompson and Barrett, 1981), 수식물과 자원배분의 차별화를 통해 생식 능력에 있어서의 이점을 지니게 된 암식물이 다른 교배 시스템을 가지는

식물과의 비교 우위로 선택되어 진화한 결과로 여겨진다(Bawa, 1980; Givnish, 1980; Sakai and Weller, 1991).

한편, 자웅이주성은 식물체의 여러 형태적·생태적 특성들과 긴밀하게 연결되어 진화해 왔다(Bawa, 1980; Thomson and Brunet, 1990; Renner and Ricklefs, 1995; Sakai and Weller, 1999). 자웅이주 식물은 다른 특질들에 비해 주로 다년생, 목본성, 큰 크기와 긴 수명의 생활사적 특징을 보이며(Bawa, 1980; Lloyd, 1982; Bell, 1982; Fox, 1985; Muenchow, 1987; Thomson and Brunet, 1990), 덩굴성 식물인 경우가 많고(Renner and Ricklefs, 1995), 열대기후와 도서형 서식지 조건에서 상대적으로 높은 비율로 출현한다(Bawa, 1980; Givnish, 1980; Baker and Cox, 1984; Lloyd, 1985; Sakai et al., 1995b). 또한, 자웅이주 식물은 흰색에서 노란색 또는 녹색 계열의 작은 꽃을 피우고(Bawa and Opler, 1975; Fox, 1985; Muenchow, 1987; Ibarra-Manríquez and Oyama, 1992), 바람이나 물(Van der Pijl, 1978; Freeman et al., 1980; Givnish, 1980; Cox, 1988; Weller and Sakai, 1990), 또는 비특이적 곤충에 의해 수분이 이루어지며(Bawa and Opler, 1975; Charlesworth, 1993; Bawa, 1994), 과육질 열매를 맺고 동물에 의해 종자 산포가 이루어지는(Bawa, 1980; Lloyd, 1982; Steiner, 1988; Ibarra-Manríquez and Oyama, 1992) 생태적 특성들과 높은 상관관계를 보이는 것으로 알려져 있다.

## 1.2. 자웅이주 식물의 성비

### 1.2.1. 자웅이주 식물의 성비와 성비 편향

자웅이주 식물에 있어서 개체군의 성비(sex ratio)는 암식물과 수식물

의 번식적 성공과 개체군의 존속에 매우 중요하게 작용하는데, 이러한 성비는 종마다 다양한 변이를 보인다(Barrett et al., 2010; Field et al., 2012). Field et al. (2012)의 연구에 따르면, 61과 243종의 자웅이주 식물 중 절반 정도의 식물 분류군(49.8 %)은 성비에 유의한 차이를 보이지 않았고, 성비에 차이가 나는 식물 분류군 중에서는 수식물 편향의 성비를 갖는 종이 암식물 편향의 성비를 갖는 종보다 2배 더 많은 것으로 조사되었다. 성비 편향은 또한 다양한 생태 특성들과도 연관이 있는데, 수식물 편향은 주로 오래 생존하는 목본식물의 경우나 동물에 의한 종자 산포, 과육질 열매의 특징을 갖는 종에서, 암식물 편향은 주로 무성생식을 하는 초본, 그리고 비생물적 수분 매개의 특징을 갖는 종에서 흔한 것으로 나타났다(Field et al., 2012). 또한, 곤충에 의한 수분과 동물에 의한 종자 산포를 하는 덩굴성 식물, 곤충에 의한 수분과 생물적·비생물적 종자 산포, 바람에 의한 수분과 동물에 의한 종자 산포를 하는 관목류의 경우 수식물 편향을, 바람에 의한 수분을 하는 초본류, 바람에 의한 수분과 비생물적 종자 산포를 하는 관목류는 암식물 편향의 성비 특성을 보이는 것으로 알려져 있다(Sinclair et al., 2012).

이러한 성비 편향은 특히 개체군의 크기가 작은 자웅이주 식물의 경우에 문제가 된다. 편향된 성비는 종종 수분 확률(pollination rate)을 낮추며(Ågren, 1996; Sinclair et al., 2012), 근친교배의 확률을 높이고(Ellstrand and Elam, 1993; Freeman et al., 1997), 나아가 개체군 내 유전적 다양성의 감소와 함께 멸종의 가능성을 높이는 결과를 초래하기도 한다(Ouborg, 1993). 이러한 이유로 희귀종인 자웅이주 식물의 경우 보전 대책의 수립에 있어 성비는 최우선적인 고려의 대상이 되어왔다(Percy and Cronk, 1997; Osunkoya, 1999; 신수경, 2012; 신재권, 2013; 신수경, 2018).

### 1.2.2. 자웅이주 식물 성비와 공간 분포

자웅이주 식물에 있어서 성비는 시공간적 척도에 따라 다양한 양상을 보인다. 일반적으로 암식물은 수식물보다 번식비용(cost of reproduction)이 많이 드는데, 이러한 암식물과 수식물의 자원배분에 있어서의 차이가 개체군 내에서의 성비의 차이를 발생시키는 것으로 알려져 있다(Lloyd and Webb, 1977; Barrett et al., 2010). 번식비용에 대한 많은 투자는 목본 식물에 있어서 암식물의 느린 영양 생장(Lloyd and Webb, 1977; Lovett Doust and Lovett Doust 1988; Vasiliauskas and Aarssen, 1992)과 높은 고사율을 야기하고(Meagher, 1981; Waser, 1984; Ågren, 1987; Allen and Antos, 1993), 이것이 개체군의 성비 구조에 영향을 미치게 된다. 암식물과 수식물의 이러한 생리·생태적 능력의 차이는 때로 성에 따라 호의적인 환경을 선호하여 분포하는 성의 공간적 분리 현상(spatial segregation of sexes; SSS)을 발생시키기도 하며(Freeman et al., 1976; Bawa and Opler 1977; Grant and Mitton, 1979; Cox, 1981; Iglesias and Bell, 1989; Bierzychudek and Eckhart, 1988), 이 경우 미소서식지와 다른 공간적 척도에서 성비가 다르게 관찰될 수 있다(Wall et al., 2013).

자웅이주 식물의 개체군 내에서 성비는 또한, 개체군이 형성되고 성장해가는 과정에서 변화될 수 있다. 생식세포가 만들어지고 이후 수분이 이루어지는 단계에서 성이 유전적으로 다르게 결정되어(gametophytic selection) 개체군 내에 주어질 수 있으며(Taylor and Ingvarsson, 2003; De Jong and Van der Meijden, 2004; Tanurdzic and Banks, 2004; Stehlik et al., 2008; Pickup and Barrett, 2013), 종자 발아 후 활착 단계를 거쳐 개체가 성장해가는 단계에서 암그루와 수그루의 생활사적 특성의 차이로 인해 성비가 달라질 수 있다(Lovett Doust et al., 1987; Wright,

1994; Nicotra, 1998; Wall et al., 2013). 하지만, 대부분의 자웅이주 식물 개체군은 다양한 연령대의 cohort가 혼재된 양상을 보이며, 다양한 발달 단계에 위치해 있는 개체들의 성에 따른 생리·생태적 특성 차이로 인해 실제의 성비와는 다르게 성비가 관찰될 수 있어 개체군 전체의 시공간적 성비 동태를 이해하는 것은 매우 어렵다(Meagher, 1981; Barrett et al., 2010).

### 1.3. 자웅이주 식물의 생활사에 있어서의 성적 이형성

자웅이주 식물에 대한 많은 연구들은 또한, 생활사(life-history)적 특성에 있어서의 성 간 차이와 자원 배분 양상의 관계에 주목하여 이루어져 왔다. 생활사 이론(life-history theory)은 성장, 유지, 번식 등과 같은 생물의 생애주기에 걸친 여러 활동들이 제한된 자원을 두고 경쟁하는 과정에서 이루어지며, 때문에 현재의 번식활동에 들어가는 비용이 개체의 성장과 생존율을 낮추고, 또 미래의 번식활동에도 영향을 준다는 개념에 기반하고 있다(Delph, 1999). 성에 따라 다른 생활사를 지닌 자웅이주 식물의 경우 이는 암식물과 수식물의 성적 이형성으로 표현된다(Delph, 1999).

수식물의 경우 암식물보다 상대적으로 번식에 투입하는 노력이 적으므로, 암식물보다 왕성한 영양생장(vegetative growth)을 하고 긴 수명(longevity)을 가는 것으로 알려져 있다(Lloyd, 1973; Lloyd and Webb, 1977). 반면, 암식물의 경우 수식물에 비해 늦은 연령대에서 개화를 시작하거나 상대적으로 적은 개화 빈도를 보이며, 생장량이 적고, 일찍 고사하는 특징을 보인다(Lloyd and Webb, 1977; Bell, 1982). 하지만, 번식에 투입되는 노력 이외에 다른 차이(광합성 속도, 초식에 의한 잎 피식 등)가 수식물과 암식물의 생장과 생존에 투입되는 비용을 상쇄시킬 수 있으므로

로, 다양한 수준에서 성적 이형성의 인과관계에 대한 고찰이 요구된다 (Allen and Antos, 1993; Delph, 1999).

## 2. 생강나무

### 2.1. 생강나무의 분포

생강나무(*Lindera obtusiloba* Blume)는 한반도를 비롯하여 인도, 네팔, 부탄, 중국, 일본 등 주로 동아시아에 분포하는 것으로 알려져 있다(Flora of China, 2008). 생강나무가 속해있는 생강나무속(*Lindera*)은 전 세계에 걸쳐 약 100 여 종이 존재하며, 주로 아시아와 호주, 북미 대륙에 걸쳐 분포한다(Hyland, 1989; Rohwer, 1993; Li et al., 2008; Wall et al., 2013). 이 중 대다수의 종들이 동아시아의 열대·아열대 지역에 분포하며, 생강나무는 동아시아 지역에 분포하는 모든 녹나무과 종들 중에서 가장 북쪽으로 그 분포대를 형성하고 있다(Ye et al. 2017). 또한, Ye et al. (2017)에 따르면, 화석종으로 알려진 *L. paraobtusiloba*와의 유사한 잎 형태(oval, trifid and trinerved)로 미루어 두 종이 매우 가까운 근연관계였음을 추정할 수 있는데, 이 화석종의 과거 분포대를 통해 생강나무가 지질시대 제3기(Tertiary)로부터 오랜 세월동안 동아시아 지역에 넓은 분포대를 형성하면서 존속해왔을 것으로 추측된다. 한편, 동아시아 지역에서 생강나무 개체군은 유전적으로 분화되어 두 개의 커다란 그룹(lineage)을 이루게 된 것으로 추정되며, 이 두 그룹의 지리적 분포 범위는 동아시아 지역에서 제3기 유존 식물군의 피난처(refugia)로 구분된 두 하위 지역(한국, 일본 그리고 인접한 중국 북동부 지역; 중국 남부와 남동부, 히말라야 지역)과 일치한다(Milne and Abbott, 2002; Ye et al., 2017).

한반도에서 생강나무는 평안남도와 함경남도 이남에 주로 분포하며(장진성 등, 2011; Chang and Kim, 2015), 내륙과 해안, 도서 지역을 가리지 않고 광범위한 분포를 보인다(선병윤, 1986; 선병윤과 정영호, 1988; 심경



구 등, 1999; Chang and Kim, 2015)(Figure 2). 생강나무가 표징종으로 속해있는 신갈나무-생강나무아군단은 식물지리학적으로 남부지방 850 m 이상, 중부지방 1,500 m 이하의 해발고도 분포 범위를 갖는 것으로 알려져 있는데(Kim, 1990; Kim, 1992, 김종원, 2004), 생강나무는 이와 비슷한 해발고도 분포대를 형성할 것으로 추정된다.

한편, 생강나무가 속한 국내산 녹나무과에 속하는 13 종 중 녹나무속(*Cinnamomum*) 2 종(녹나무, 생달나무)과 후박나무속(*Machilus*) 2 종(후박나무, 쉰달나무)을 제외한 나머지 종은 모두 자웅이주의 성 체제를 갖는 것으로 알려져 있으며, 이 중 생강나무속(*Lindera*)을 제외한 나머지 종은 상록활엽수로, 대부분 남해안 및 도서지방에 분포하는 특징이 있다. 생강나무속에 속한 종 중 감태나무(*Lindera glauca* (Siebold & Zucc.) Blume)와 비목나무(*Lindera erythrocarpa* Makino)는 중부 이남의 산지에 주로 분포하며, 뇌성목(*Lindera angustifolia* W.C.Cheng)은 황해도와 경기도 서해 도서지역, 털조장나무(*Lindera sericea* (Siebold & Zucc.) Blume)는 전남지역의 일부 산지에 드물게 분포하는 것으로 알려져 있다(장진성 등, 2011; 김태영과 김진석, 2011).



Figure 1. Distribution of *Lindera obtusiloba* Blume in East Asia region. Coordinate dataset was accessed through the GBIF network (*Lindera obtusiloba* Blume in GBIF Secretariat, 2017).

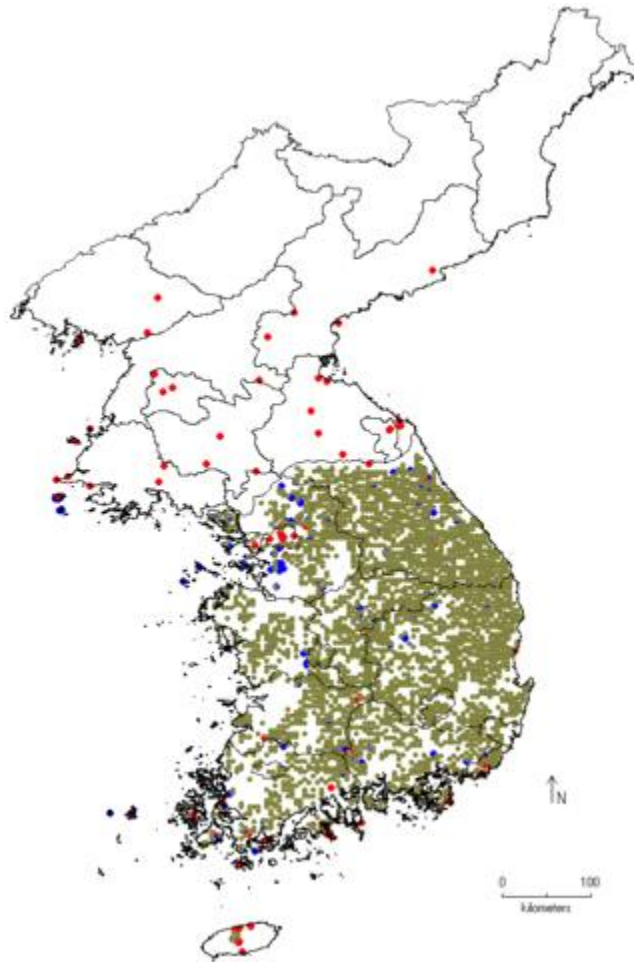


Figure 2. Distribution map of *L. obtusiloba* Blume in the Korean Peninsula (Chang and Kim, 2015). Red dots: specimen collected before 1945; blue dots: specimen from the T.B.Lee Herbarium (SNUA); green dots: specimen from Korea National Herbarium (KH).

## 2.2. 생강나무의 생태

생강나무는 임내에서 하층식생을 구성하는 관목으로, 수고는 최대 3-6 m까지 자란다(선병윤과 정영호, 1988; 장진성 등, 2011; 김태영과 김진석, 2011). 근원부에서 ramet이 다수 발생하는 특성이 있으며 기는줄기(stolon)는 형성하지 않는 생육형을 보이는데, 이는 같은 *Lindera*속 다른 근연종들에게서도 관찰되는 특징이다(Dupont and Kato, 1999a). 꽃은 상층 수관이 형성되기 이전에 피며, 수분 후 바로 결실이 되지 않고 지연 결실이 되는 특징이 있다.

생강나무는 또한 내음성과 내한성, 그리고 내조성이 강하나(심경구 등, 1999), 건조한 기후에는 민감한 특성을 보인다(Ye et al., 2017). 국내산 생강나무의 자생지 토양 특성은 pH 4.0-5.5이며, 유기물 및 무기물 함량이 낮은 지역에서도 생육이 양호한 것으로 알려져 있다(심경구 등, 1999). 또한, 참나무와 소나무(*Pinus densiflora* Siebold & Zucc.), 팔배나무(*Sorbus alnifolia* (Siebold & Zucc.) C.Koch) 등 타 수종과의 화합성이 강해 국내에서는 식물사회학적 식생분류체계 하에서 신갈나무림-생강나무아군단의 표징종으로 출현하면서 동시에 소나무군락형 종군(種群)의 표징종으로 출현하기도 한다(Kim, 1990; Kim, 1992; 심경구 등, 1999; 윤충원 등, 2011).

국내에서 생강나무와 같은 속(*Lindera*)에 속해있는 근연종의 생태와 관련된 연구는 일부 수종에 대해 제한적으로 수행되어 왔다. 이동철(1994)은 중부지방에 자생하는 비목나무에 대한 생태 특성을 조사하고 번식 방법에 대한 기초 연구를 진행하였으며, 중부지방 비목나무 자생림의 식물군집구조(이동철 등, 1994)와 개체군 분포(이동철, 1995)에 관한 연구가 함께 수행되었다. 또한, 김칠남(1994)은 전라도 조계산과 무등산 지역 털조장나무의 생태와 형태적 특성에 관한 연구를, 임동옥 등(2015)은 전라도

무등산, 천봉산 및 조계산 지역 털조장나무 개체군의 분포 특성과 개체군 동태에 대한 연구를 진행하였다.

### 2.3. 생강나무와 근연종(*Lindera* 속)의 성 체제를 고려한 생태적 특성

국외에서 수행된 생강나무 및 동 속 근연종의 성 체제와 관련된 연구들의 주된 관심사는 다른 자웅이주 식물 분류군의 연구에서처럼 개체군 내의 성비와 성간 자원배분 양상, 그리고 성적 이형성의 관계를 구명하는 데에 있다. 동아시아 지역에 분포하는 종을 대상으로, Dupont and Kato (1999a)는 일본 혼슈 지역의 천연활엽수림에서 생강나무를 포함한 *Lindera* 속 6종에 대해 성비와 개체군 구조, 화기구조의 이형성, 열매 생산, 그리고 포식에 대한 성간 차이에 대한 비교 연구를 진행하였고, 동일한 지역에서 동일한 수종들을 대상으로 종에 따라 유집되는 수분매개 곤충군의 분리 현상에 대해 논의하였다(Dupont and Kato, 1999b). Dupont (2002)는 또한, 일본 서부 지역에서 생강나무를 포함한 *Lindera* 속 4종의 번식 체제를 비교하였으며, 이를 통해 감태나무(*Lindera glauca* (Siebold & Zucc.) Blume)에 있어서 무수정생식(apomixis)이 진화하게 된 배경을 고찰하였다.

북미지역에 분포하는 종을 대상으로 수행된 연구로, Cipollini and Whigham (1994)은 미국 Maryland 지역 *Lindera benzoin*의 생활사적 측면에서의 번식비용과 성적 이형성의 관계에 대한 연구를 진행하였으며, gap dynamics와 종자 산포 기작에 따라 *Lindera benzoin* 개체군의 크기와 성비가 어떻게 변화하는지 그 양상을 추적하였다(Cipollini et al., 1994). 또한, Wright (1994)는 미국 남동부의 멸종위기 관목인 *Lindera melissifolia* 개체군을 대상으로 한 연구에서 수식물 편향의 성비 구조와

성간 번식에 있어서의 자원배분의 차이를 보고하였고, Isogimi et al. (2011)은 환상박피 처리 실험을 통해 *Lindera triloba*의 ramet이 생리적 조정(physiological integration)을 거치면서 보이게 되는 생태적 특성에 있어서의 성간 차이에 대한 연구를, Wall et al. (2013)은 미국 남동부 희귀 관목인 *Lindera subcoriacea* 개체군의 성비와 성의 공간적 분리 현상, 그리고 개체군의 존속 기작에 관한 연구를 진행한 바 있다.

### 제 3 장 재 료 및 방 법

#### 1. 연구 대상지

본 연구는 강원도 평창군 대화면 중왕산 내 평창국유림관리소 국유림 경영단지 모수림 실연작업지 인근에 위치한 생강나무 개체군(총 조사지 면적 1.3 ha)을 대상으로 진행하였다(Figure 3).

모수림 실연작업지에서 2011년 5월부터 2015년 10월까지 기상관측장비(Hobo, Onset Computer Corp., USA)로 측정한 기상 자료에 따르면, 조사지 부근의 연평균 기온은 6.0 ℃로, 1월(평균 기온 -7.4 ℃)이 가장 낮고 8월(평균 기온 20.5 ℃)이 가장 높으며, 연평균 상대습도는 77.9 %로, 3월(평균 상대습도 65.9 %)이 가장 낮고 7월(평균 상대습도 92.6 %)이 가장 높은 것으로 조사되었다. 또한, 연평균 토양온도는 9.5 ℃, 연평균 토양습도는 22.2 %이다. 중왕산이 위치한 강원도 평창군 대화면의 과거 20년간(1999-2018년) 연평균 강수량은 1,302 mm이다(기상청, 2019).

생강나무 개체군은 세 곳의 신갈나무림에서 조사하였다. 조사지 1과 조사지 2는 신갈나무의 중요도가 각각 53.6 %, 68.6 %로 신갈나무가 우점하고 있었다. 조사지 3은 신갈나무(중요도 21.1 %)와 느릅나무(*Ulmus davidiana* Planch. Ex DC. var. *japonica* (Rehder) Nakai; 중요도 19.7 %), 고로쇠나무(*Acer pictum* Thunb. var. *mono* (Maxim.) Maxim. Ex Franch.; 중요도 18.7 %)가 주요 상층 수종을 구성하고 있었다(Table 1). 조사지 세 곳 모두 인근에 2-4령급 이상의 일본잎갈나무(*Lalix kaempferi* (Lamb.) Carrière) 조림지가 위치하고 있으나, 이곳 조림지 하층에 생강나무가 분포하지는 않았다.

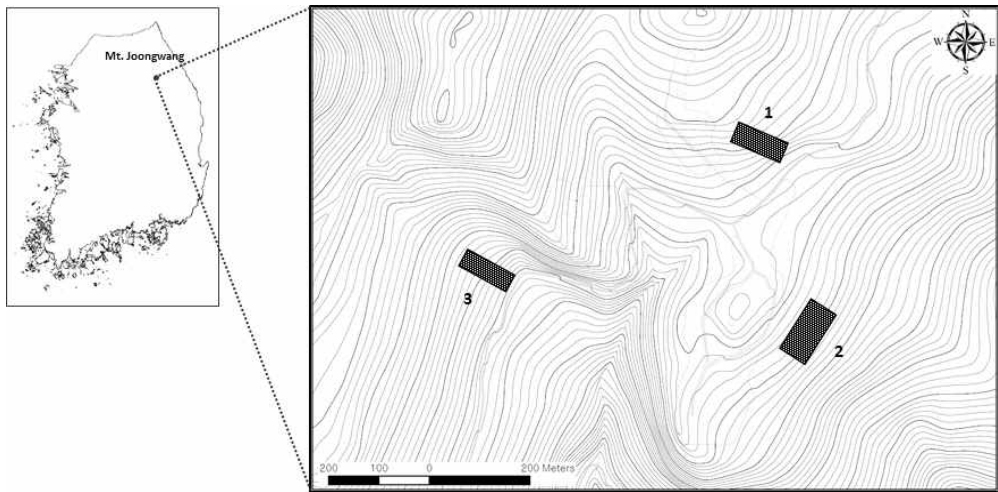


Figure 3. Study sites in Mt. Joonwang. Each plot (1, 2, 3) covers 0.4 ha, 0.6 ha, 0.3 ha, respectively (Black rectangular area).



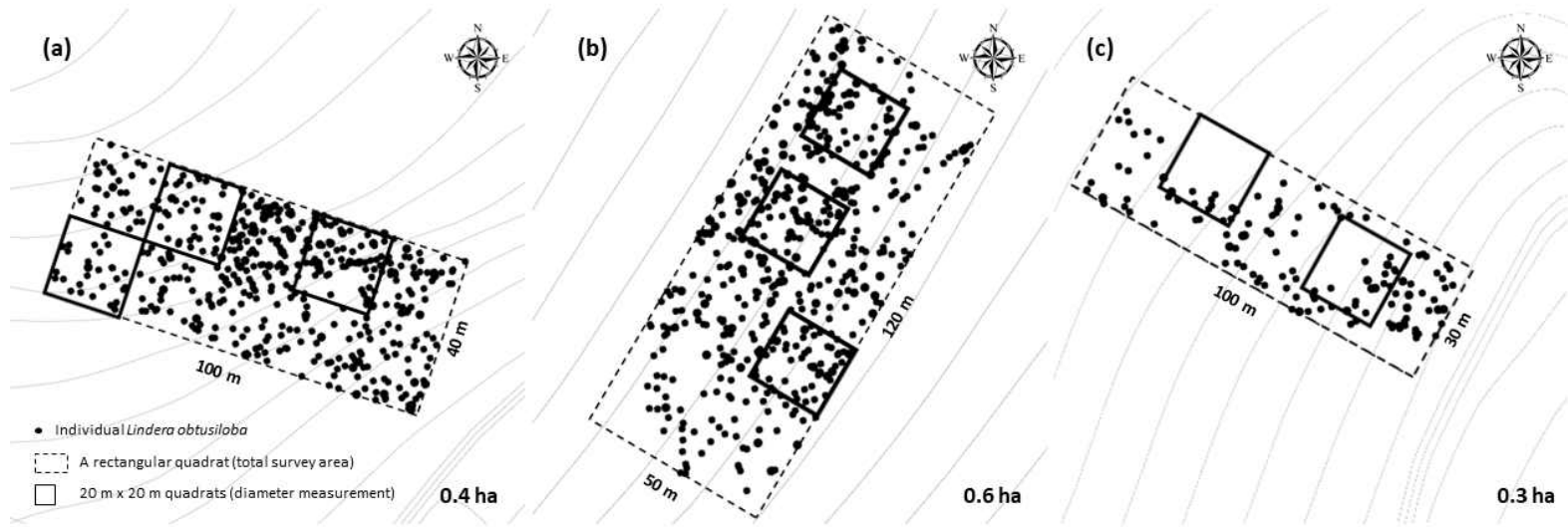


Figure 4. Locations of plots of each study site, 20 m x 20 m subplot for diameter measurement within a plot and individual *L. obtusiloba* Blume in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3.

## 2. 매목조사 및 조사지 입지환경

2019년 5월 개체군 1, 2, 3의 각 조사지에 대해 매목조사 및 입지환경 조사를 실시하였다(Table 1, Table 2). 조사지 1과 조사지 2에는 매목조사용 20 m × 20 m 방형구 각 3개, 조사지 3에는 20 m × 20 m 방형구 2개를 설치한 뒤, 각 방형구 내 흉고직경이 2.5 cm 이상 모든 수종을 대상으로 수종명, 위치 좌표(X, Y), 건강상태(AS: standing alive, AB: broken alive, AL: leaning alive, AF: fallen/prone alive, AD: standing alive dead top), 수고(m), 흉고직경(cm), 수관폭(장축 × 단축, m), 수관비율(%)을 조사하였다. 또한, 생강나무와 다른 관목층 수종의 경쟁 양상을 살펴보기 위해 각 매목조사용 방형구의 1사분면과 4사분면(각 10 m × 10 m)에서 흉고직경 2.5 cm 미만의 모든 수종에 대해 수종명, 위치 좌표(X, Y), 수고(m), 수관폭(장축 × 단축, m), 지상부 줄기 수를 조사하였다(Table 2).

조사지는 모두 879-949 m의 해발고 범위 내에 분포하였으며, 남동향의 사면에 위치하였고, 사면 경사는 34-45 %로 지형적으로 유사한 구조였다(Table 2). 하지만, 상층 수목의 밀도는 조사지 3(1164 trees ha<sup>-1</sup>), 조사지 1(708 trees ha<sup>-1</sup>), 조사지 2(575 trees ha<sup>-1</sup>)의 순서로 높았으며(Table 1), 상층 수목의 피도 또한 조사지 3(15229.3 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), 조사지 1(14619.9 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), 조사지 2(9357.2 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>)의 순서로 높아 조사지별 차이가 있었다. 지표면 암석 비율은 조사지 3이 79.3 %, 조사지 1이 56.9 %로 높은 비율을 보인 반면, 조사지 2가 11.9 %로 낮아 큰 차이가 있었다(Table 2). 조사지 토양은 모두 양질 사토로 약산성을 띠었으나, 토양 유기물 함량은 조사지 3과 조사지 1이 각각 28.7 %와 27.3 %로 조사지 2(20.2 %)에 비해 많았고, 토양 수분 함량은 조사지 1(17.4 %), 조사지 3(15.5 %), 조사지 2(13.7 %)의 순서로 높은 특징이 있었다(Table 2).

Table 1. Density, coverage and importance value of woody species in the study sites.

Species	Site 1			Site 2			Site 3		
	Density (trees ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	I.V (%)	Density (trees ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	I.V (%)	Density (trees ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	I.V (%)
<i>Acer pictum</i> Thunb. var. <i>mono</i> (Maxim.) Maxim. Ex Franch.	–	–	–	–	–	–	222	2.5	18.7
<i>Betula davurica</i> Pall.	8	1.2	3.5	–	–	–	45	1.1	3.7
<i>Cornus controversa</i> Hemsl.	67	0.9	10.0	–	–	–	28	0.1	2.3
<i>Corylus heterophylla</i> Fisch. Ex Trautv.	–	–	–	–	–	–	37	0.2	3.0
<i>Euonymus macropterus</i> Rupr.	–	–	–	–	–	–	62	0.1	5.2
<i>Fraxinus chinensis</i> Roxb. var. <i>rhynchophylla</i> (Hance) Hemsl.	8	0.0	2.4	–	–	–	39	0.4	3.2
<i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz.	133	0.2	12.4	25	0.4	9.4	–	–	–
<i>Maackia amurensis</i> Rupr.	8	0.0	2.4	–	–	–	29	0.1	2.3
<i>Morus australis</i> Poir.	17	0.0	2.8	–	–	–	28	0.0	2.3
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	8	0.0	0.6	–	–	–	–	–	–
<i>Prunus serrulata</i> Lindl. var. <i>pubescens</i> (Makino) Nakai	–	–	–	–	–	–	113	1.9	9.3
<i>Quercus dentata</i> Thunb.	–	–	–	33	1.4	7.4	–	–	–
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	400	28.6	53.6	458	24.8	68.6	234	9.7	21.1
<i>Symplocos sawafutagi</i> Nagam.	–	–	–	50	0.1	10.4	–	–	–
<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	25	0.4	5.5	8	0.1	4.3	49	0.3	5.8
<i>Tilia mandshurica</i> Rupr. & Maxim	–	–	–	–	–	–	42	0.2	3.5
<i>Ulmus davidiana</i> Planch. Ex DC. var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai	33	1.6	7.1	–	–	–	237	8.2	19.7
Total	708	33.0	100	575	26.8	100	1164	24.8	100

Table 2. Topographic and soil characteristics of the study sites.

Index	Site 1	Site 2	Site 3
Altitude (m)	949.2	878.8	893.9
Latitude	37° 27' 58–60"	37° 27' 44–48"	37° 27' 49–52"
Longitude	128° 29' 26–30"	128° 29' 31–35"	128° 29' 04–08"
Slope (%)	44.5	33.8	41.0
Aspect (°)	154.5, SE	122.6, SE	124.5, SE
Landform	slope	slope	slope
Canopy coverage of trees (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	14619.9	9357.2	15229.3
Density of shrub (stems ha <sup>-1</sup> )	200.0	316.7	500.0
Surface rock coverage (%)	56.9	11.9	79.3
Soil pH	4.6	4.5	4.6
Soil texture	Loamy sand	Loamy sand	Loamy sand
Soil water content (%)	17.4	13.7	15.5
Soil organic matter (%)	27.3	20.2	28.7
Soil depth (cm)	27.7±6.2	29.7±7.8	26.3±6.6
Litter depth (cm)	4.7±1.7	5.7±1.8	5.3±2.1

### 3. 생강나무 개체 특성 및 개체군 구조 조사

#### 3.1. 생강나무 개체 생육 특성 조사

2018년 봄부터 2019년 봄까지 생강나무 세 개체군의 분포 면적을 최대한 포함하도록 장방형의 방형구(조사지 1, 40 m × 100 m; 조사지 2, 120 m × 50 m; 조사지 3, 30 m × 100 m)를 설치한 뒤 방형구 내에 존재하는 수고 1 m 이상의 모든 생강나무 개체(조사지 1, 558개체; 조사지 2, 632개체; 조사지 3, 193개체)를 대상으로 각 개체의 생육 특성을 조사하였다(Figure 4).

개체의 발달 단계에 따라 성숙 개체(Reproductive)와 미성숙 개체(Non-reproductive), 성숙 여부를 특정할 수 없는 개체(Unknown), 고사목(Dead)으로 나누어 조사하였으며, 성숙 개체는 다시 수나무(Male)와 암나무(Female)로 구분하여 조사하였다. 개화하거나 화아가 형성된 성숙 개체는 수고가 1 m 미만이라도 조사 대상에 포함하였다. 또한, 미성숙 개체 또한 해당 조사지에서 관찰되는 성숙 개체의 최소 수고를 기준으로 이보다 큰 경우에는 수고가 1 m 미만이라도 조사 대상에 포함하였다.

생강나무의 생육 특성을 파악하고자 조사 대상 개체에 대해 수고, 근원경, 지상부 줄기 수를 조사하였다. 수고는 생강나무 개체가 경사 아래 방향으로 기울어져 자라는 특성을 고려하여 근원 지점에서 경사의 수직 방향으로 절척 또는 수고봉을 고정한 뒤 주지의 최상단에서 경사와 수평 방향으로 연장한 지점의 높이를 측정하였다. 근원경은 개체가 가진 생장능(growth potential)을 파악하기 위해 고사지를 포함한 개체 내 모든 ramet을 대상으로 지표면으로부터 5 cm 높이에서 버니어 캘리퍼스(vernial calipers)를 이용하여 측정하였으며, McPherson et al. (2016)이

제시한 방법에 따라 모든 ramet의 근원부 직경을 더한 값을 해당 개체의 근원경 값으로 사용하였다. 지상부 줄기 수의 경우 직경 8 mm를 기준으로 8 mm 미만은 연화지(new ramet)로, 8 mm 이상은 경화지(old ramet)로 구분한 뒤 발생한 모든 ramet의 수를 조사하였다.

### 3.2. 개체군 성비 조사

2018년과 2019년 4월 중순경부터 5월 초까지 조사지 내 개화한 모든 성숙 개체를 대상으로 화기구조를 관찰하여 개체의 성(sex)을 판별한 뒤 이를 기록하였다.

### 3.3. 개체 공간 분포 조사

개체군 별 조사지 방형구 내 모든 개체에 대해 정밀 GPS(Trimble R6 Model 2, Trimble Navigation Ltd., USA)를 이용하여 공간 정보(X, Y, 표고)값을 획득하였다. GPS는 해당 개체의 근원 지점에서 측정하였으며, 평균 오차범위는 수평값  $\pm 0.289$  m, 수직값  $\pm 0.540$  m이었다. 획득한 위치 좌표는 동부원점(GRS80) TM(Transverse Mercator)좌표계로써, 이 중 X, Y값은 다시 ArcGIS를 이용, 각 개체군마다 방형구의 원점(0, 0)을 기준으로 하는 위치 좌표로 변환하여 분석에 이용하였다.

### 3.4. 생강나무 시료 채취

#### 3.4.1. 원판 채취

생강나무 수나무와 암나무의 연령과 근원경의 관계를 분석하기 위해 2018년 11월 생육기가 종료된 시기에 조사지 1의 방형구와 바로 인접한 곳에 위치한 생강나무 수나무와 암나무 각 10개체의 주지를 대상으로, 지표면으로부터 5 cm 높이에서 직경을 측정하여 기록한 뒤, 톱을 이용해 원판을 채취하였다. 채취한 원판은 실내에서 2-3일 간 건조시킨 뒤 샌더(sander)와 사포를 이용하여 나이트가 잘 보이도록 연마하였다.

#### 3.4.2. 성엽 채취

수고 및 근원경, 생장량 이외에 수나무와 암나무가 각각 영양기관에 투자하는 비용을 비교하기 위해, 2018년 여름 조사지 1의 수나무와 암나무 성목 중에서 각 무작위 10개체를 대상으로 완전하게 자라 3갈래로 갈라진 모양을 한 성엽을 채취하였다. 성엽은 개체의 주지 상단부에 달린 양엽(sun leaf) 중에서 3장씩 채취하였다. 채취한 성엽은 실험실에서 스캐너로 스캔한 뒤 ImageJ 1.52a를 이용하여 엽면적을 측정하였으며, 이후 건조기로 옮겨 75 °C에서 항중량에 도달할 때까지 건조시킨 뒤 건중량(dry mass)을 측정하여 Specific Leaf Area (SLA,  $\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ )를 구하였다.

#### 3.4.3. 화서군(inflorescence cluster) 채취

생강나무 개체의 성과 생장 수준에 따라 생식 기관 형성에 투입되는

생식 비용을 비교하기 위해 각 개체군 내 개화한 직후의 상태에 있는 수나무와 암나무 각 10개체를 대상으로 개체 내 무작위 30곳의 화아(flower bud) 위치에서 화서군 전체를 채취하였다. 수고 또는 근원경의 크기와 관계없이 개체에 따라 개화에 차이가 있어 화서군 시료는 전체 가지의 80 % 이상에서 개화한 개체에서만 채취하였다.

시료는 수분 증발을 막기 위해 채취 즉시 지퍼백에 담아 보관하였으며, 실험실로 이동하여 전자저울로 생중량(biomass)를 측정하였다. 시료는 이후 건조기로 옮겨 75 °C에서 항중량에 도달할 때까지 건조시킨 뒤 건중량을 측정하였다.



## 4. 자료 분석

### 4.1. 개체군 구조 분석

#### 4.1.1. 개체군 밀도 및 구성 비율, 개체군 성비

생강나무 개체군의 구조를 파악하기 위해 개체 유형 별(male, female, non-reproductive, unknown, dead) 개체의 빈도와 ha 당 밀도를 구하였고, 이를 구성 비율로 표시하였다. 또한, 개체군 별로 성비에 유의한 차이가 있는지 살펴보기 위해 Chi-square 검정을 실시하였다. 성비는 조사지 내 총 생강나무 성숙 개체 수에 대한 총 수나무 개체 수로 구하였다.

#### 4.1.2. 수고급 분포와 근원경급 분포

생강나무 개체군의 크기에 따른 분포를 살펴보기 위해 수나무와 암나무, 그리고 미성숙개체(non-reproductive)의 수고급, 근원경급 분포도를 작성하였다. 수고급 분포는 등급 간격을 0.5 m로, 근원경급 분포는 1.0 cm로 나누어 작성하였으며, 근원경급 분포는 각 개체의 주지 근원경 값을 사용해 작성하였다.

#### 4.1.3. 근원경과 연령의 관계

채취한 원판 시료에서 구한 근원경의 크기와 연령 간 회귀식을 이용하여 조사지 별로 근원경에 따른 생강나무 수나무, 암나무, 미성숙 개체의 연령을 추정하였다. 이를 토대로 조사지별 연령 분포도를 작성하였다.

## 4.2. 생육 특성 분석

### 4.2.1. 수고, 근원경, 지상부 줄기 수 비교

생강나무 수나무와 암나무, 미성숙개체 간 수고, 근원경, 지상부 줄기 (경화지와 연화지) 수 비교를 위해 통계분석을 실시하였다. 수나무와 암나무, 그리고 미성숙개체 세 집단 간 비교 시에는 비모수적 검정인 Kruskal-Wallis H 검정을 실시하였고, 통계적 유의성이 확인된 경우 Tukey's 사후검정(post-hoc test)을 통해 집단 간 차이가 어디에서 기인하는 지 확인하였다. 수나무와 암나무 두 집단 간 비교 시에는 비모수적 검정인 Wilcoxon rank-sum 검정을 실시하였다. 통계분석을 실시하기 전 각 자료에 대한 정규성 검정(normality test)을 실시하였다.

수나무와 암나무 간 수고, 근원경, 지상부 줄기 수가 조사지별로 차이나는지 확인하기 위해 이원분산분석(two-way ANOVA)을 실시하였다. 통계적 유의성이 확인된 경우 Tukey's 사후검정을 실시하였다.

### 4.2.2. 성적 이형성 지수

생강나무의 수고, 근원경, 주지 근원경, 지상부 줄기 수(경화지 수, 연화지 수)와 같은 생육 특성과 관련된 변수들의 성 간 차이를 이형성(dimorphism)의 정도로 파악하기 위해, Lovich and Gibbons (1992)이 제시한 공식에 따라 다음과 같이 성적 이형성 지수(sexual dimorphism index, SDI)를 구하였다.

$$SDI = \left( \frac{\text{size of larger sex}}{\text{size of smaller sex}} \right) + 1 \quad (\text{male이 female보다 큰 경우})$$

$$SDI = \left( \frac{\text{size of larger sex}}{\text{size of smaller sex}} \right) - 1 \quad (\text{female이 male보다 큰 경우})$$

본 지수는 대칭형이자 선형인 지수로서, female이 male보다 큰 경우 female의 크기를 male의 크기로 나눈 값은 양수로, 반대로 male이 female보다 큰 경우 male의 크기를 female의 크기로 나눈 값은 음수로 변환시켜 구한다. 따라서 양수는 이형성이 있으며 female의 평균 크기가 male보다 크다는 것을, 음수는 이형성이 있으며 male의 평균 크기가 female보다 크다는 것을 나타낸다.

#### 4.2.3. 경쟁, 상층, 임상기질과 성적 이형성 사이의 관계

종 내 경쟁(생강나무 개체군의 밀도 및 성비), 종 간 경쟁(관목층 밀도 및 피도), 상층의 영향(상층 수목의 밀도 및 피도), 임상기질의 영향(암석 비율, 토양 유기물 함량) 및 기타 입지 요인(경사, 향)이 조사지별 수고, 근원경, 주지 근원경, 경화지 수, 연화지 수 등 생육 특성에 기인한 성적 이형성과 어떤 인과관계가 있는지 파악하기 위해 회귀분석을 실시하였다.

#### 4.2.4. 꽃 특성 분석

##### 4.2.4.1. 성 간 건중량 및 수분 함량 비교 분석

조사지 별로 생강나무 수나무와 암나무 각 10개체에서 채집한 화서군(개체 당 30개 화아 위치)의 건중량 및 수분 함량의 차이를 비교하기 위해 통계분석을 실시하였다. 먼저 정규성 검정을 통해 자료의 정규성을 만족한 경우 등분산 검정을 실시한 뒤, 분산분석(ANOVA)을 실시하였다.

등분산이 아닌 자료는 Welch's ANOVA를 실시하였다.

#### 4.2.4.2. 성 간 수고와 화서군 건중량의 관계

조사지별 생강나무의 성 간 수고와 화서군 건중량의 관계를 파악하기 위해 상관분석을 실시하였다.

#### 4.2.4.3. 수꽃 형질 비교 분석

수나무에 있어서 수고에 따라 건중량의 차이가 발생하는 원인을 찾기 위해 형질 분석을 실시하였다. 수나무를 대상으로 수고가 가장 작은 개체, 중간 크기의 개체, 그리고 수고가 가장 큰 개체를 선정한 뒤, 각 개체 당 임의의 30개 화서에 대해 수꽃의 직경(mm), 소화경(pedicel) 길이(mm), 총포엽(involucral bract)의 길이(mm)와 너비(mm)를 측정하였다. 각 형질 자료의 정규성 검정과 등분산 검정을 실시한 뒤, 분산분석을 실시하였다.

수고에 따라 화서군 당 화서 개수 및 꽃 개수에 차이가 나는지 확인하기 위해 개체에서 채취한 모든 화서의 개수 및 꽃 개수를 측정하고, 이들과 수고의 상관분석을 실시하였다.

#### 4.2.4.4. 수꽃과 암꽃 성분 분석

화서군 시료를 채취한 수나무와 암나무 중에서 수고 크기 별로 가장 작은 개체와 중간 크기의 개체, 그리고 가장 큰 개체를 선정한 뒤, 이들 개체의 화서 시료에 대해 전질소(TN), 총인(TP), 그리고 칼륨(K) 성분 분석을 실시하였다. 성분 분석은 서울대학교 농업생명과학대학 농생명과학

공동기기원(NICEM)에 의뢰하여 진행하였다. 시료에 대한 분석 결과를 토대로 수꽃과 암꽃 간 전질소, 총인, 칼륨 함유량의 차이를 비교하였다. 통계분석은 t 검정을 실시하였다.

### 4.3. 공간 분포 양상 분석

#### 4.3.1. Ripley's $K$ 함수를 이용한 개체 간 공간 분포 양상

생강나무 개체군의 공간 분포 양상을 파악하기 위해 Ripley's  $K$  함수를 이용하였다. Ripley's  $K$  함수는 방형의 면적 안에서 각각의 개체가 위치한 임의의 점을 기준으로 반경이  $r$  (m)인 가상의 원 안에 존재하는 모든 개체들 간의 거리를 통해 구해진  $\hat{K}(r)$  값을, 임의분포를 가정한 상황에서 관측되는 개체들 간의 거리를 통해 산출된 값과 비교하여 개체들의 공간 분포 양상을 해석할 수 있는 함수이다(Ripley, 1977; Dixon, 2006).

본 연구에서는 조사지별로 생강나무 개체의 위치 좌표 자료를 활용하여 생강나무 개체 전체, 수나무, 암나무, 그리고 미성숙 개체를 대상으로 각각이 집중분포 하는지, 임의분포 하는지, 또는 균일분포 하는지를 파악하기 위해 일변량 분석을 수행하였다. 또한 수나무와 암나무, 수나무와 미성숙 개체, 암나무와 미성숙 개체, 성숙 개체와 미성숙 개체, 그리고 상층 수목과 생강나무 개체 전체 두 집단 간 공간 분포 양상을 파악하기 위해 이변량 분석을 수행하였다. 일변량 분석은 R3.5.3 프로그램 spatstat 패키지의 Kest 함수를, 이변량 분석 시에는 동일 패키지의 Kcross 함수를 사용하였다. 임의분포를 가정한 상황에서의 신뢰구간(confidence envelope)은 Monte Carlo simulation을 이용하여 95% 수준에서 199번 반복하여 구하였다.  $\hat{K}(r)$ 이 신뢰구간 안에 존재하는 경우 임의분포, 신뢰구간보다 큰

경우 집중분포, 신뢰구간보다 작은 경우 균일분포 양상을 보인다고 해석하였다.

#### 4.3.2. Dixon's 분리도와 최근린 개체 분할표 분석

분리도(measure of segregation)는 한 종의 개체가 같은 종의 개체 또는 다른 종의 개체와 공간적으로 서로 연관되어 있는 정도를 말하며, Dixon (2002)이 제안한 방식에 의하면 어떤 종  $i$ 의 분리도는 다음과 같이 측정할 수 있다.

$$S_i = \log \frac{N_{ii}/(N_i - N_{ii})}{E N_{ii}/(N_i - E N_{ii})} = \log \frac{N_{ii}/(N_i - N_{ii})}{(N_i - 1)/(N - N_i)}$$

여기서  $N_i$ 은  $i$ 종의 개체 수이며,  $N_{ii}$ 은  $i$ 종의 가까이에 존재하는  $i$ 종의 빈도, 그리고  $N$ 은  $i$ 종이 위치하는 지점의 총 개수를 말한다.  $S_i$ 값이 0보다 크면  $i$ 종이 분리되어 분포하는 것을 의미하고, 값이 클수록 공간적으로 분리되는 정도는 심해진다.  $S_i$ 값이 0보다 작으면 무작위 분포를 가정한 기대빈도보다  $i$ 종이 이웃한 개체로 적게 관찰되는 것을 의미한다.

또한,  $i$ 종과  $j$ 종, 쌍을 이룬 두 종 간 분리도 경향에 대한 지수는 다음과 같이 구할 수 있다.

$$S_{ij} = \log \frac{N_{ij}/(N_i - N_{ij})}{E N_{ij}/(N_i - E N_{ij})} = \log \frac{N_{ij}/(N_i - N_{ij})}{N_{ij}/(N - N_j - 1)}$$

$S_{ij}$ 값은 0보다 크면,  $i$ 종이 위치한 지점 주변에 이웃하는  $j$ 종의 빈도인

$N_{ij}$ 가 무작위 분포를 가정한 기대빈도보다 관찰빈도가 크다는 것을 의미하며,  $S_{ij}$  값이 0보다 작으면, 기대빈도보다 작게 관찰된다는 것을 의미한다.

이처럼 관찰빈도와 기대빈도 사이에 얼마만큼의 차이가 존재하는지를 교차분석의 한 형태로 분할표(contingency table)를 구성해 구할 수 있으며, 이를 Chi-square 분포를 참조해 통계적으로 검증할 수 있다(Dixon, 2002). 조사지별 생강나무 수나무, 암나무, 그리고 미성숙 개체에 대해 분할표를 구성해 최근린 개체의 빈도와 개체 간의 분리도를 구하였으며, 이를 통해 각 개체의 조사지 내에서의 전반적인 분리도 경향을 추정하였다. 통계분석은 R3.5.3 프로그램을 이용, dixon 패키지를 사용해 분석하였다.

#### 4.3.3. 성숙개체 간 공간적 유집 양상 분석

생강나무 성숙개체 간 공간적 유집 양상을 파악하기 위해 수나무와 암나무 각각의 최근린 성숙개체의 빈도와 성숙개체 사이의 평균 거리(m)를 구한 뒤, 수나무와 암나무 사이에 유의한 차이가 발생하는 지 확인하고자 통계 검증을 실시하였다. 최근린 성숙개체의 빈도의 경우 Chi-square 검정을 실시하였고, 성숙개체 사이의 평균 거리는 정규성 검정을 실시한 뒤, 비모수 검정 방법인 Wilcoxon rank-sum 검정을 통해 비교하였다. 최근린 개체의 빈도와 개체 사이의 거리는 각각 R3.5.3 프로그램의 dixon 패키지와 spatstat 패키지의 nndist 함수를 사용하여 구하였다.

## 제 4 장 결 과

### 1. 생강나무 개체군 구조

#### 1.1. 생강나무 개체군 밀도 및 구성 비율

조사지별 생강나무 개체군의 ha 당 밀도는 조사지 1은 1395 본, 조사지 2는 1053 본, 그리고 조사지 3은 643 본으로 조사되었다(Table 3). 조사지별 전체 생강나무 개체 수 중 성숙개체가 차지하는 비율은 조사지 3이 78 %로 가장 높았고, 조사지 1이 76 %, 조사지 2가 68 %의 순이었다. 미성숙 개체의 비율은 조사지 2가 22.0 %로 가장 높았고, 조사지3이 10.9 %, 조사지 1이 5.4 %로 가장 낮았다(Figure 5). 조사지 1은 미성숙 개체의 비율이 낮은 반면 성숙 여부를 확인할 수 없는 개체의 비율이 다른 조사지 보다 높았으며, 조사지 내에서 완전히 고사한 개체가 발견되지 않은 특징이 있었다. 조사지 3 또한 고사한 개체의 비율이 다른 구성개체의 비율과 비교해 현저히 낮았다(1.0 %).



Table 3. Profile and sex ratio of *Lindera obtusiloba* Blume populations in the study sites.

Site no.	Area (ha)	Frequency (Density ha <sup>-1</sup> )						Sex ratio (M+F)/M	$X^2$	P-value
		Male	Female	Non-reproductive	Unknown	Dead	Total			
1	0.4	220(550)	204(510)	30(75)	104(260)	–	558(1395)	0.52	0.6	0.4371
2	0.6	243(405)	189(315)	139(232)	34(57)	27(45)	632(1053)	0.56	7.61	0.0058**
3	0.3	66(220)	84(280)	21(70)	20(67)	2(7)	193(643)	0.44	2.16	0.1416
Total	1.3	529( – )	477( – )	190( – )	158( – )	29( – )	1383( – )	0.53	2.69	0.1011

Asterisks indicate Chi-square test significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ )

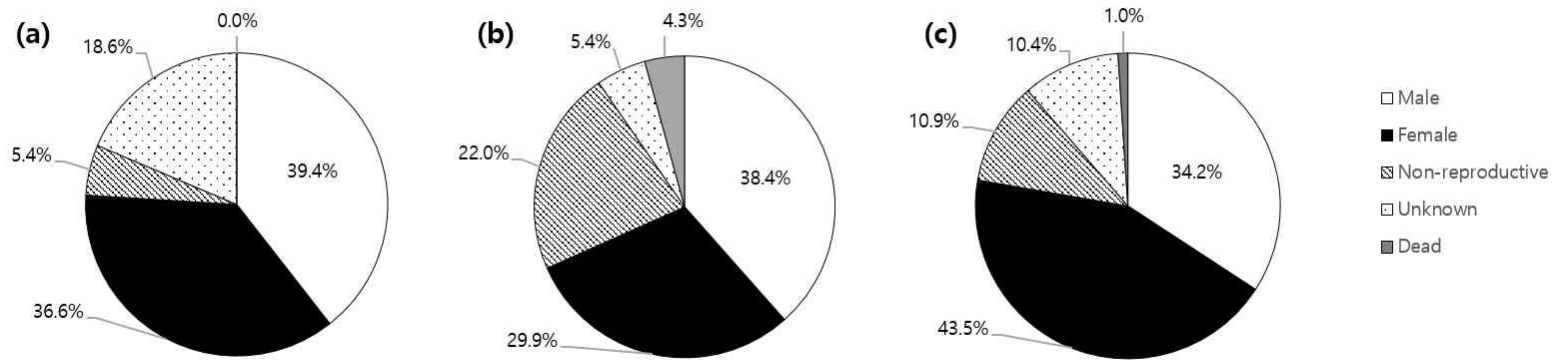


Figure 5. Composition of *L. obtusiloba* Blume individuals in each study site. (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3.

## 1.2. 수고급 분포 및 근원경급 분포

조사지별 생강나무 개체군의 수고급 분포와 근원경급 분포를 살펴보면, 수나무와 암나무의 경우 조사지 1과 조사지 2에서 등급의 크기가 커질수록 꼬리를 형성하는 비대칭(skewed) 분포 양상 보이고, 조사지 3에서는 종형의 정규분포에 가까운 분포를 보이는 것을 확인할 수 있었다 (Figure 6). 수고의 경우, 수나무는 조사지 전체에서 최대 5.9 m까지 자라는 개체가 확인되었으며, 1 m 미만의 수고를 가지는 개체에서도 성숙기에 도달한 개체(0.73 m)가 발견되었다. 암나무는 조사지 전체에서 최대 6.1 m까지 자라는 개체가 확인되었고, 역시 수고가 0.93 m이나 성숙기에 도달한 개체가 발견되었다. 근원경 분포는 수나무의 근원경 범위는 최소 0.88 cm에서 최대 12 cm까지였으며, 암나무는 최소 0.99 cm에서 최대 8.05 cm까지였다. 미성숙 개체는 개체군 조사 시 1 m 이상의 수고를 가진 개체를 조사 대상으로 한정하였기에 최소 수고를 특정할 수 없으나, 조사지 전체에서 최대 3.5 m까지 자라는 개체를 확인하였고, 근원경 또한 최대 5.48 cm인 개체를 확인하였다. 한편, 조사지 2의 미성숙 개체는 낮은 크기의 수고급, 근원경급에서 조사지 1, 조사지 3과 비교해 상대적으로 높은 밀도로 분포하는 특징을 보이고 있었다.

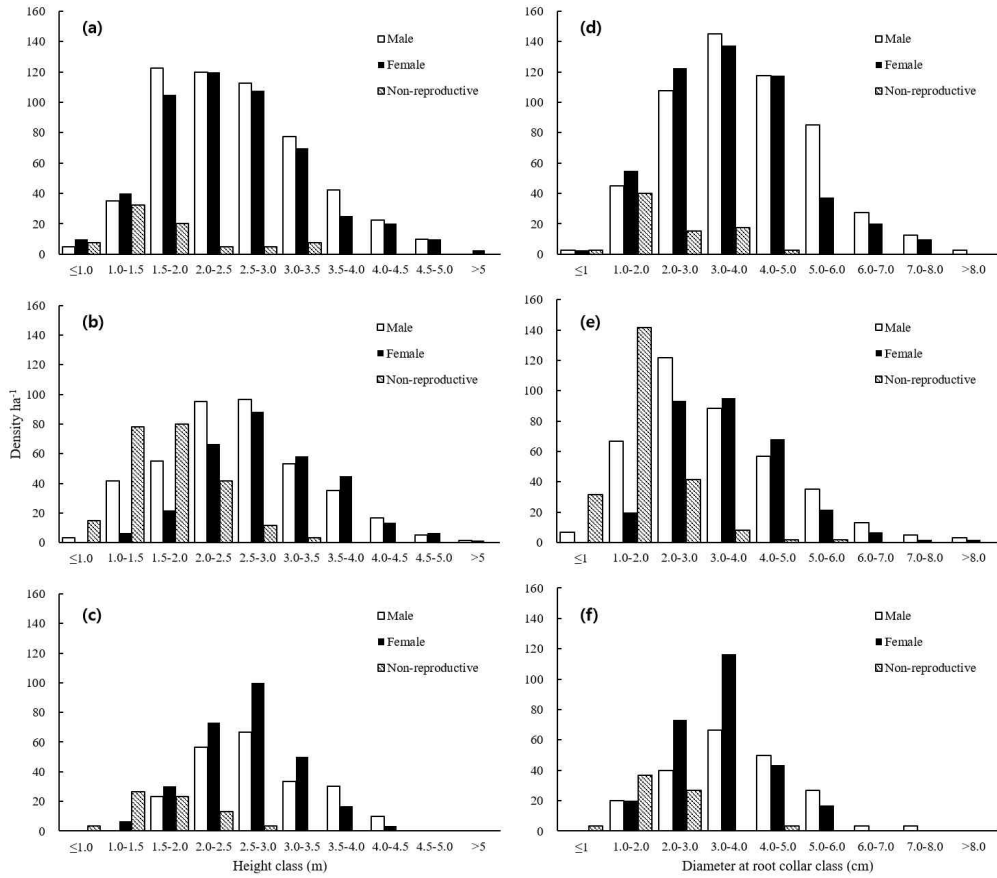


Figure 6. Height (a, b, c) and diameter at root collar (d, e, f) distributions of three *L. obtusiloba* Blume populations. (a) and (d) are site 1, (b) and (e) are site 2, (c) and (f) are site 3.

### 1.3. 연령 분포

채취한 목편 시료의 직경(주지 근원경)과 연륜 수를 분석한 결과 수나무( $R^2 = 0.7672$ ,  $P < 0.001$ ) 암나무( $R^2 = 0.5753$ ,  $P < 0.05$ ) 모두에서 양의 상관관계가 관찰되었다(Figure 7). 이를 토대로 수나무와 암나무의 경우 각각 기울기 4.2339, 절편 5.1252와 기울기 3.7431, 절편 7.1993을 갖는 선형 회귀식을 도출하였다. 미성숙 개체의 경우 수나무와 암나무 개체 전체의 근원경과 연륜 수의 상관분석을 통해 회귀식을 도출하였으며, 기울기 3.9792, 절편 6.2224를 갖는다. 도출한 회귀식을 이용, 조사지에서 관측된 수나무와 암나무, 미성숙 개체의 평균 주지 근원경을 통해 평균 연령을 추정한 결과, 수나무는 조사지 전체에서 평균  $20.4 \pm 6.7$ 년생, 암나무는 평균  $20.3 \pm 4.9$ 년생, 미성숙 개체는 평균  $13.2 \pm 3.2$ 년생인 것으로 조사되었다(Table 4). 조사지 전체에서 수나무는 최소 8.9년생에서 최대 55.9년생까지의 분포를 보이는 반면, 암나무는 최소 10.9년생에서 최대 37.3년생까지의 분포를 보여 수나무보다 전반적으로 좁고 낮은 연령 분포를 보이고 있었다. 미성숙 개체는 앞선 수고 자료의 해석에서와 같은 이유로 최소 연령을 특정할 수 없으나, 최대 28.0년생까지도 미성숙인 상태로 유지되는 개체가 있었다.

연령급 분포도를 통해 조사지 1은 10-15년생과 20-25년생 두 등급을 제외한 모든 등급에서, 조사지 2는 20-25년생 한 등급을 제외한 모든 등급에서 수나무의 밀도가 암나무의 밀도보다 높았다. 또한, 모든 조사지의 25-30년 이상의 등급에서 수나무의 밀도가 암나무의 밀도보다 높았다(Figure 8).

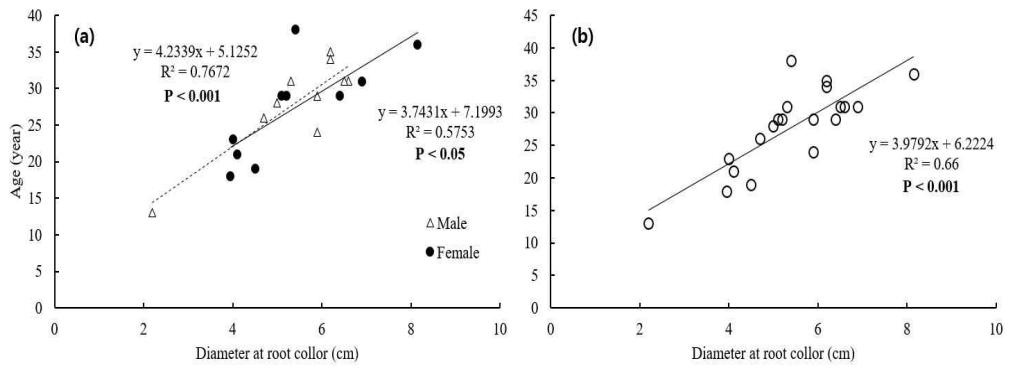


Figure 7. Linear regression of diameter at root collar and age of *L. obtusiloba* Blume. (a) male and female, (b) reproductives.

Table 4. Mean age, minimum age, and maximum age of male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in each study site.

Site no.	Male			Female			Non-reproductive		
	Mean±SD	Min.	Max.	Mean±SD	Min.	Max.	Mean±SD	Min.	Max.
1	21.8±6.3	9.2	46.0	20.5±5.4	10.9	37.1	14.9±3.9	10.1	25.8
2	19.1±7.0	8.9	55.9	20.6±4.4	12.0	37.3	12.7±2.9	8.5	28.0
3	20.3±6.3	11.6	38.1	19.2±4.3	11.5	28.8	14.0±3.1	9.1	22.7
Total	20.4±6.7	8.9	55.9	20.3±4.9	10.9	37.3	13.2±3.2	8.5	28.0

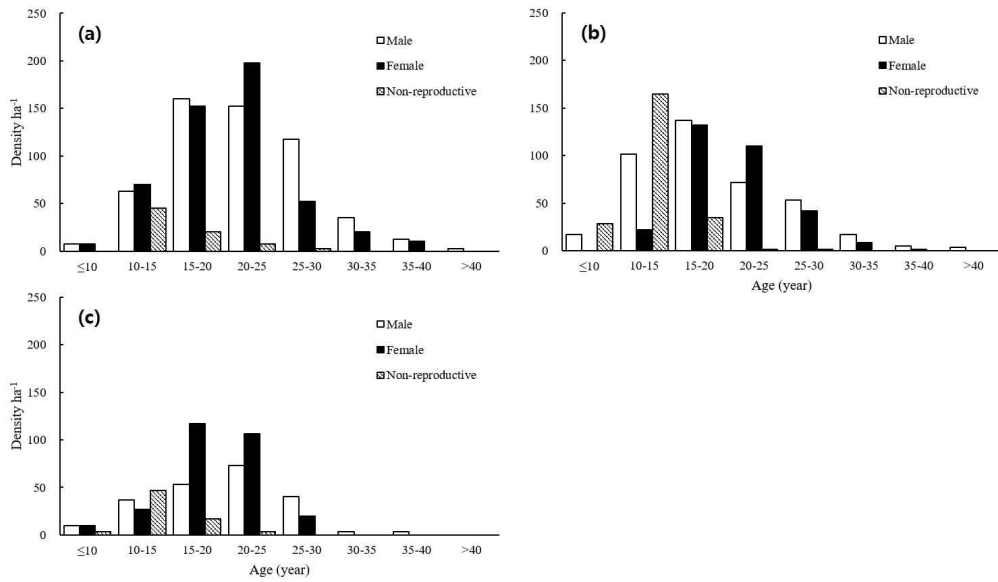


Figure 8. Age distribution of *L. obtusiloba* Blume populations in each study site. (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3.



## 2. 생강나무 개체군 성비

생강나무 개체군의 성비는 조사지 1에서 0.52, 조사지 2에서 0.56, 조사지 3에서 0.44로 조사되었으며, 조사지 2( $P < 0.01$ )를 제외한 나머지 조사지에서는 성비 편향이 발견되지 않았다(Table 5). 조사지 3은 나머지 조사지에 비해 암나무의 빈도가 수나무보다 높게 관찰되었으나, 통계적으로 유의하지는 않았다. 조사지 전체에서 성비는 0.53으로 조사되었으며, 수나무와 암나무의 빈도 차이가 유의한 수준은 아니었다( $P = 0.1011$ ).

수고와 주지 근원경을 크기에 따라 4개의 등급으로 나누어 각 등급에 분포하는 수나무와 암나무의 빈도를 조사한 결과, 조사지별로 일부 등급 구간을 제외하고 대부분의 등급 구간에서 성비 편향은 발견되지 않았다(Figure 9). 조사지 2는 수고급과 근원경급 모두 낮은 크기의 등급에서 수나무의 빈도가 암나무의 빈도보다 높았으며( $P < 0.001$ ), 등급의 크기가 높아짐에 따라 암나무의 빈도가 높아졌다. 반면, 조사지 1과 조사지 3은 수고급과 근원경급 모두 낮은 크기의 등급에서 암나무의 빈도가 수나무의 빈도보다 높거나 비슷한 수준이었지만, 등급의 크기가 높아질수록 수나무 개체의 빈도가 높아졌다. 한편, 조사지 전체에서 수고급과 근원경급 모두 가장 높은 등급(수고 4 m 초과, 주지 근원경 6 cm 초과)에서 수나무가 암나무보다 높은 빈도로 관찰되었다(Figure 9).

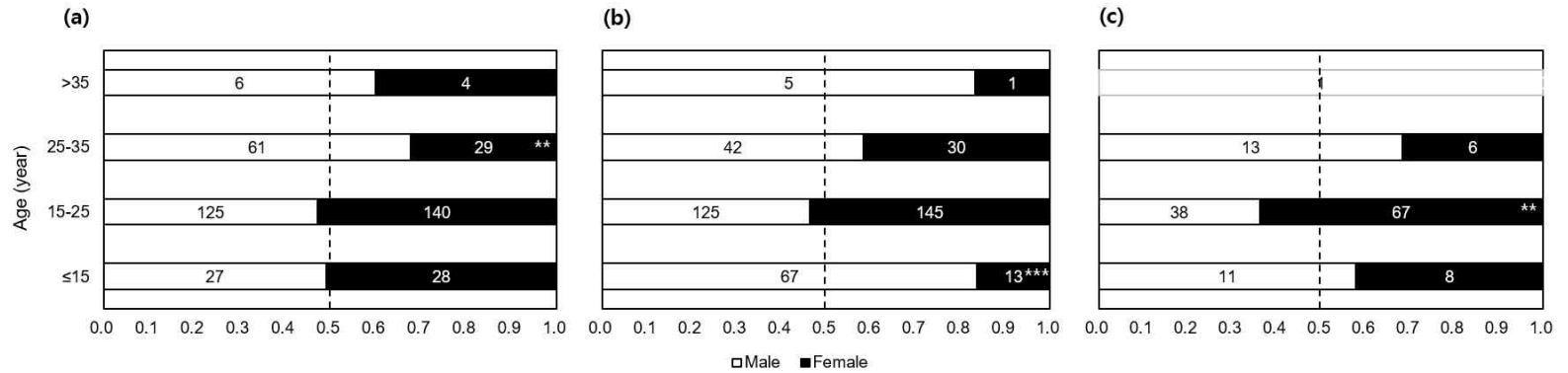


Figure 9. Age class and sex ratio of *L. obtusiloba* Blume population in each study site. Numbers inside the bar indicate frequency of individuals in each class. Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

### 3. 생강나무 생육 특성

#### 3.1. 수고 및 근원경

생강나무 수나무와 암나무, 미성숙 개체의 평균 수고는 조사지 전체에서 각각  $2.62 \pm 0.81$  m,  $2.71 \pm 0.79$  m, 그리고  $1.67 \pm 0.45$  m이었으며, 세 집단 간 수고에 유의한 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ; Table 5). 한편, 성숙 개체 간 비교에서는 조사지 1과 조사지 3에서 수나무의 평균 수고가 높았지만 유의한 차이는 없었고, 조사지 2의 경우 암나무의 평균 수고( $2.92 \pm 0.74$  m)가 유의한 차이로 수나무의 수고보다 큰 것으로 분석되었다( $P < 0.0001$ ). 조사지 전체에서 수나무와 암나무의 평균 수고에 유의한 차이가 없었다.

생강나무 수나무와 암나무, 미성숙 개체의 평균 근원경은 조사지 전체에서 각각  $11.41 \pm 8.09$  cm,  $9.67 \pm 6.07$  cm,  $3.42 \pm 2.24$  cm로 조사되었으며, 세 집단 간 근원경 크기에 유의한 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ; Table 5). 성숙 개체 간 비교에서는 조사지 1과 조사지 3에서 수나무의 근원경이 암나무 근원경보다 컸지만( $P < 0.01$ ), 조사지 2에서는 수나무와 암나무 간 근원경 크기에는 차이가 없었다. 조사지 전체에서 수나무와 암나무의 평균 근원경에 유의한 차이가 관측되었다( $P = 0.0085$ ).

생강나무 암나무, 수나무, 미성숙 개체의 조사지 전체 평균 주지 근원경은 각각  $3.61 \pm 1.59$  cm,  $3.50 \pm 1.30$  cm,  $1.75 \pm 0.82$  cm이었으며, 세 집단 간에 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ; Table 5). 수나무와 암나무 간 비교에 있어서는 조사지 1( $P < 0.0093$ )과 조사지 3( $P = 0.0450$ )에서는 수나무가 암나무보다 주지 근원경이 큰 것으로 분석되었으나, 조사지 2에서는 암나무가 수나무보다 컸고( $P = 0.0043$ ), 조사지 전체에서는 수나무와 암나무 간 유의한 차이가 없었다.

Table 5. Mean height, mean DRC, and mean DRC of the largest ramet of male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in each study site. Kruskal-Wallis test for comparison between male, female and non-reproductive individuals and Wilcoxon rank-sum test for comparison between male and female performed.

Index	Site no.	Male		Female		Non-reproductive		$X^2$	P-value	$W$	P-value
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD				
Height (m)	1	2.58	0.82	2.54	0.87	1.69	0.71	29.62	<0.0001***	21189.0	0.4561
	2	2.59	0.83	2.92	0.72	1.66	0.51	193.01	<0.0001***	28617.0	<0.0001***
	3	2.85	0.64	2.66	0.57	1.67	0.45	14.92	<0.0001***	2374.0	0.1323
	Total	2.62	0.81	2.71	0.79	1.67	0.54	242.19	<0.0001***	134280.0	0.0526
DRC (cm)	1	13.97	8.16	10.96	6.43	4.27	2.28	62.75	<0.0001***	17364.0	0.0002**
	2	8.88	7.57	8.82	5.94	3.21	2.23	154.51	<0.0001***	24381.0	0.2710
	3	12.20	6.70	8.43	4.69	3.63	1.96	42.66	<0.0001***	1755.5	0.0006**
	Total	11.41	8.09	9.67	6.07	3.42	2.24	280.53	<0.0001***	112150.0	0.0085**
DRC of the largest ramet (cm)	1	3.93	1.49	3.56	1.45	2.19	0.98	40.21	<0.0001***	19160.0	0.0093**
	2	3.31	1.65	3.57	1.16	1.62	0.74	201.13	<0.0001***	26638.0	0.0043**
	3	3.59	1.48	3.20	1.14	1.96	0.79	28.03	<0.0001***	2242.0	0.0450*
	Total	3.61	1.59	3.50	1.30	1.75	0.82	271.67	<0.0001***	123710.0	0.5937

Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

### 3.2. 지상부 줄기 수

생강나무의 지상부 줄기 중 경화지는 조사지 전체에서 수나무와 암나무, 미성숙 개체가 각각 평균  $3.52 \pm 2.23$ 개,  $3.09 \pm 1.95$ 개,  $1.82 \pm 1.01$ 개를 발생시키고 있었다(Table 6). 세 조사지 모두에서 개체 간 보유하고 있는 경화지 수에 차이가 있었으며( $P < 0.0001$ ), 수나무와 암나무의 비교로 한정했을 때에는, 조사지 2를 제외한 나머지 조사지에서 수나무가 암나무보다 더 많은 경화지를 보유하고 있었다. 조사지 전체에서 수나무의 경화지 수가 암나무보다 더 많았다( $P = 0.0015$ ).

연화지는 조사지 전체에서 수나무와 암나무, 미성숙 개체가 각각 평균  $4.51 \pm 3.91$ 개,  $3.53 \pm 2.84$ 개,  $2.61 \pm 1.88$ 개를 발생시키고 있었으며, 연화지 수에 세 집단 간 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ). 수나무와 암나무의 비교에 있어서는, 조사지 전체에서 수나무가 암나무보다 연화지 수가 더 많았다( $P = 0.0029$ ).

Table 6. Mean number of old ramet, mean number of new ramet, mean DRC of old ramet and mean DRC of new ramet of male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in each study site. Kruskal-Wallis test for comparison between male, female and non-reproductive individuals and Wilcoxon rank-sum test for comparison between male and female performed.

Index	Site no.	Male		Female		Non-reproductive		$\chi^2$	P-value	$W$	P-value
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD				
No. of old ramet	1	3.98	2.31	3.20	1.94	2.00	1.15	33.82	<0.0001***	17651.0	0.0001**
	2	2.98	2.05	3.00	1.94	1.78	0.97	57.24	<0.0001***	23319.0	0.7780
	3	3.97	2.15	3.02	1.99	1.86	0.99	20.88	<0.0001***	1853.5	0.0044**
	Total	3.52	2.23	3.09	1.95	1.82	1.01	119.86	<0.0001***	110460.0	0.0015**
DRC of old ramet (cm)	1	9.67	6.17	7.77	5.53	3.44	1.96	47.94	<0.0001***	17916.0	0.0003**
	2	7.25	5.59	7.57	5.21	2.63	1.89	154.73	<0.0001***	24890.0	0.1346
	3	7.77	4.12	6.25	3.90	3.03	1.77	30.32	<0.0001***	2082.0	0.0090**
	Total	8.32	5.80	7.42	5.18	2.80	1.91	239.88	<0.0001***	115400.0	0.0193*
No. of new ramet	1	4.68	4.32	3.62	3.16	2.04	1.95	13.28	0.0013**	19250.0	0.0382*
	2	4.13	3.22	3.47	2.50	2.84	1.82	8.96	0.0113*	6507.0	0.0843
	3	4.83	3.58	3.28	1.87	2.78	1.75	3.83	0.1473	$t = -2.4063$	0.0193*
	Total	4.51	3.91	3.53	2.84	2.61	1.88	22.65	<0.0001***	60782.0	0.0029**
DRC of new ramet (cm)	1	2.10	1.95	1.59	1.43	0.77	0.87	20.74	<0.0001***	19501.0	0.0190*
	2	1.06	1.43	0.89	1.15	0.51	0.81	16.58	0.0003**	22100.0	0.4833
	3	1.32	1.64	0.76	0.95	0.54	0.81	4.94	0.0844	2341.0	0.0870
	Total	1.52	1.76	1.17	1.30	0.56	0.83	60.61	<0.0001***	114970.0	0.0132*

Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

### 3.3. 생육 특성에 따른 성적 이형성 지수 도출

수고를 제외한 조사지 1과 조사지 3의 근원경, 주지 근원경, 경화지 수, 연화지 수의 지표에서 수나무의 크기가 암나무의 크기보다 큰 방향으로 이형성이 관측되었으며, 조사지 2의 수고와 주지 근원경 지표에서는 암나무의 크기가 큰 방향으로 이형성이 관측되었다(Table 7). 한편, 수고, 근원경, 주지 근원경, 경화지 수, 그리고 연화지 수의 모든 지표에서 이형성의 흐름이 조사지 2, 조사지 1, 조사지 3의 방향 또는 조사지 3, 조사지 1, 조사지 2의 방향으로 전개되었다.

Table 7. Sexual dimorphism indices with respect to growth traits of male and female *L. obtusiloba* Blume in each study site.

Site no.	Sexual dimorphism index (SDI)				
	Height	DRC	DRC of the largest ramet	No. of old ramet	No. of new ramet
1	-0.0173	-0.2754	-0.1051	-0.2458	-0.2949
2	0.1278	-0.0067	0.0772	0.0055	-0.1896
3	-0.0709	-0.4477	-0.1217	-0.3120	-0.4715



### 3.4. 상층, 임상 기질, 성비와 성적 이형성의 관계

항목별로 선형 회귀분석 결과를 살펴보면, 수고의 이형성 지표와 근원경의 이형성 지표는 조사지의 지표면 암석 비율과 높은 인과성을 갖는 것으로 나타났다( $R^2 = 0.9953$ ,  $P = 0.0435$ ;  $R^2 = 0.9957$ ,  $P = 0.0418$ ). 주지 근원경의 이형성 지표는 조사지 내 상층 수목의 피도와 높은 인과성이 있었다( $R^2 = 0.9991$ ,  $P = 0.0188$ ). 경화지 수의 이형성 지표는 조사지별 토양 유기물 함량과 높은 인과성이 나타났으며( $R^2 = 0.9980$ ,  $P = 0.0283$ ), 연화지 수의 이형성 지표는 생강나무 개체군의 성비( $R^2 = 0.9996$ ,  $P = 0.0125$ ) 및 상층 수목의 밀도( $R^2 = 0.9984$ ,  $P = 0.0257$ )와 높은 인과성이 있었다(Table 8).

지표면 암석 비율, 토양 유기물 함량, 상층 수목의 밀도 및 피도의 경우 모든 지표에서 유의 수준을 충족하지 못하였으나, 수고, 근원경, 주지 근원경, 경화지 수 및 연화지 수의 모든 이형성 지표에서 높은 결정계수를 갖는 것으로 분석되었다(Table 8). 또한, 모든 지표에서 조사지 2, 조사지 1, 조사지 3의 방향으로 이형성의 흐름이 전개되었으며, 해당 요인의 비율 또는 밀도가 높아질수록 수나무의 크기가 암나무의 크기보다 커지는 방향으로 변화가 나타났다(Figure 10).

한편, 조사지별 생강나무 개체군의 성비를 독립변인으로 놓았을 때, 성비가 차이가 없는 상태에서(조사지 3, 조사지 1) 수편향의 성비(조사지 2)로 변화해감에 따라 생장 변수와 관계된 모든 이형성 지표에서 암나무의 크기가 커지는 방향으로 변화가 관찰되었다(Figure 11).

Table 8. Linear regression analyses ( $R^2$  and significance levels) for the relationship between density, sex ratio and sexual dimorphism indices (SDIs) and site dependent environment variables.

Index	Density (LO, total)		Density (LO, reproductive)		Sex ratio		SDI <sub>Height</sub>		SDI <sub>DRC</sub>		SDI <sub>DRC of the largest ramet</sub>		SDI <sub>No. of old ramet</sub>		SDI <sub>No. of new ramet</sub>	
	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$	$R^2$	$P$
Density (LO, total)	–	–			0.3922	0.5692	0.0625	0.8392	0.1421	0.7539	0.0041	0.9594	0.0346	0.8808	0.3732	0.5816
Density (LO, reproductive)			–	–	0.2867	0.6403	0.0197	0.9103	0.0737	0.8250	0.0023	0.9695	0.0057	0.9519	0.2692	0.6527
Sex ratio (reproductive)	0.3922	0.5692	0.2867	0.6403	–	–	0.8306	0.2700	0.9181	0.1847	0.6690	0.3902	0.7789	0.3116	<b>0.9996</b>	<b>0.0125*</b>
Density (upper layer)	0.3345	0.6074	0.2342	0.6784	<b>0.9964</b>	<b>0.0382*</b>	0.8731	0.2318	0.9479	0.1466	0.7241	0.3521	0.8266	0.2735	<b>0.9984</b>	<b>0.0257*</b>
Density (shrub layer)	0.9808	0.0885	0.9385	0.1596	0.5304	0.4807	0.1457	0.7507	0.2517	0.6654	0.0406	0.8709	0.1027	0.7923	0.5108	0.4931
Coverage (upper layer)	0.0087	0.9407	0.0003	0.9882	0.6964	0.3715	0.9748	0.1015	0.9164	0.1867	<b>0.9991</b>	<b>0.0188*</b>	0.9912	0.0598	0.7143	0.3590
Coverage (shrub layer)	0.8429	0.2594	0.7538	0.3305	0.7814	0.3097	0.3694	0.5841	0.4182	0.5523	0.0005	0.9854	0.2838	0.6424	0.7250	0.3514
Aspect	0.7131	0.3599	0.8080	0.2888	0.0124	0.9290	0.0946	0.8009	0.0316	0.8862	0.2312	0.6807	0.1363	0.7593	0.0084	0.9415
Slope	0.1099	0.7848	0.1889	0.7138	0.2786	0.6460	0.6899	0.3760	0.5607	0.4612	0.8471	0.2557	0.7486	0.3343	0.2964	0.6335
Surface rock coverage	0.0995	0.7957	0.0432	0.8668	0.8787	0.2265	<b>0.9953</b>	<b>0.0435*</b>	<b>0.9957</b>	<b>0.0418*</b>	0.9353	0.1637	0.9822	0.0851	0.8912	0.2140
Soil organic matter	0.0202	0.9091	0.0010	0.9802	0.7410	0.3399	0.9880	0.0699	0.9417	0.1552	0.9938	0.0503	<b>0.9980</b>	<b>0.0283*</b>	0.7579	0.3275

Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ )

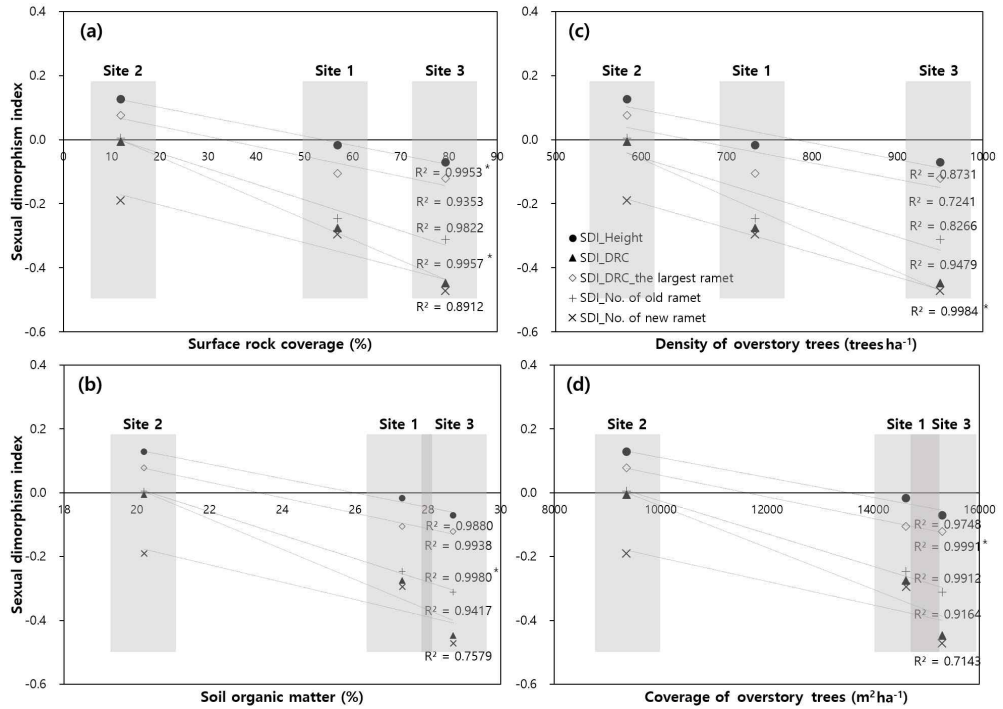


Figure 10. Linear regression analyses for the relationship between 4 site dependent environmental variables ((a) surface rock coverage, (b) soil organic matter, (c) density of overstory trees, (d) coverage of overstory trees) and 5 sexual dimorphism indices (height, DRC, DRC of the largest ramet, number of old ramet, number of new ramet). Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

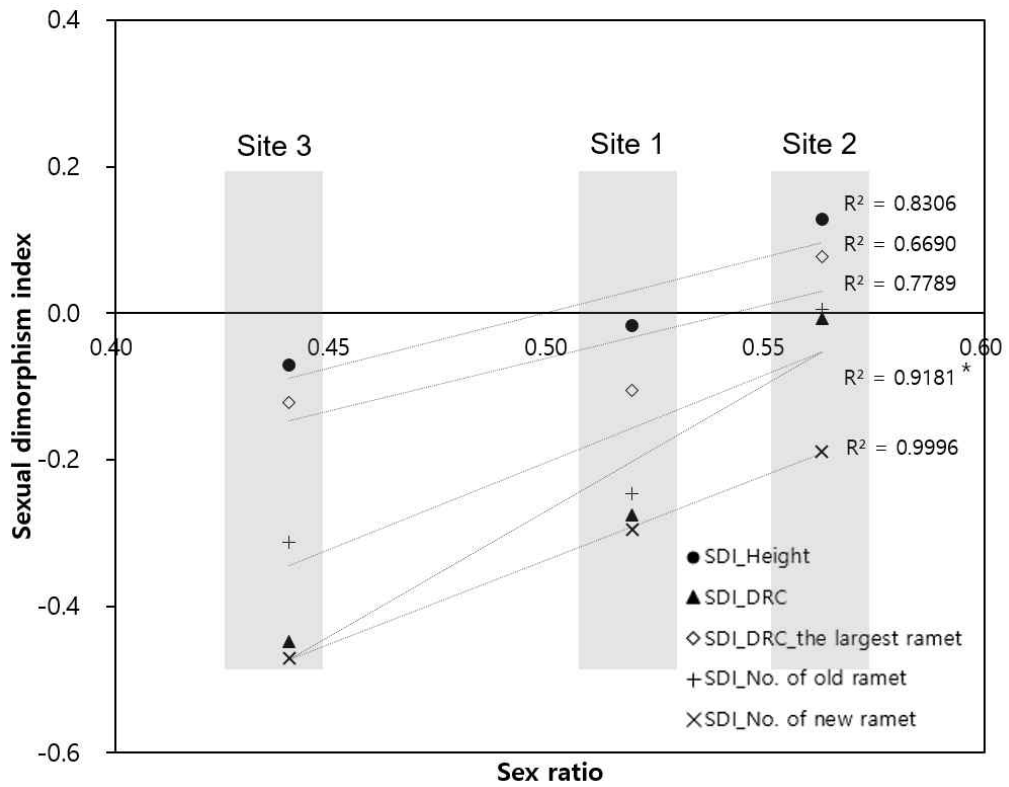


Figure 11. Linear regression analyses for the relationship between sex ratio and 5 sexual dimorphism indices (height, DRC, DRC of the largest ramet, number of old ramet, number of new ramet). Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

### 3.5. 성엽 Specific Leaf Area

조사지 1에서 생강나무 수나무 성엽( $49.29 \pm 6.97 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ )이 암나무 성엽( $46.15 \pm 4.68 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ )보다 높은 SLA 값을 갖는 것으로 관측되었다( $P = 0.0482$ ; Figure 12).

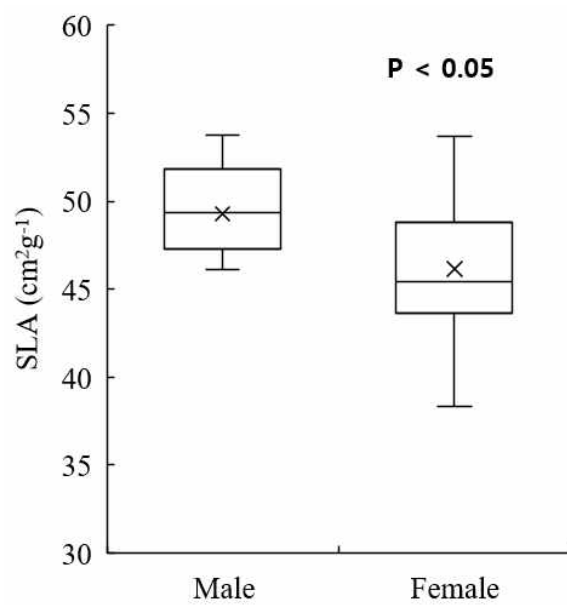


Figure 12. Specific leaf area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) of male and female *L. obtusiloba* Blume in site 1.

### 3.6. 꽃 특성

#### 3.6.1. 수나무와 암나무 화서군 건중량 및 수분함량

생강나무 수나무와 암나무의 화서군(inflorescence cluster)의 건중량을 비교한 결과, 수나무의 화서군이 암나무의 화서군보다 건중량이 높았다( $P < 0.0001$ ). 동일 성의 조사지 간 비교에 있어서는, 수나무는 조사지 간에 차이가 없었으나, 암나무는 조사지 간에 유의한 차이가 있었다( $P < 0.01$ ; Figure 13a).

수나무와 암나무 화서군의 수분함량에는 차이가 없었으며, 수나무의 경우 조사지 간 수분함량에 차이가 없었으나, 암나무의 경우 조사지 간에 유의한 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ; Figure 13b).

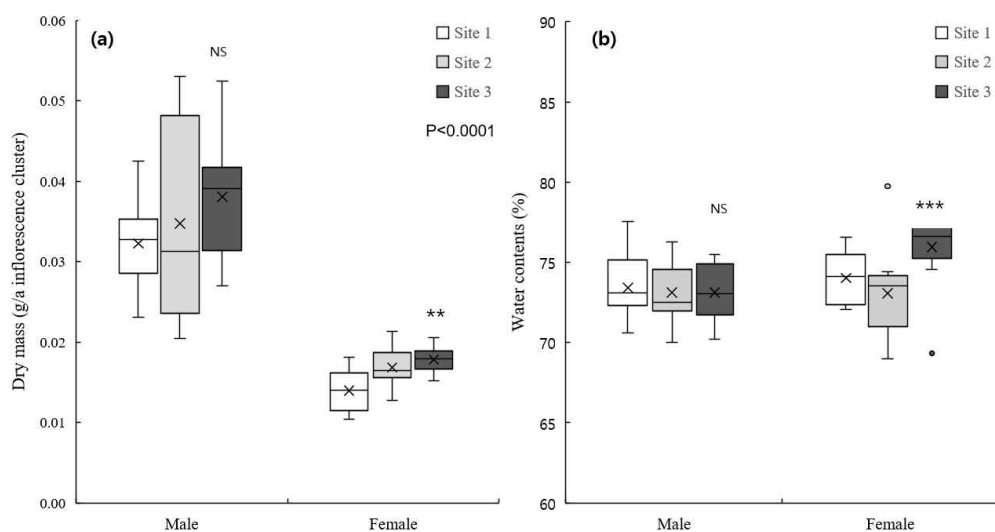


Figure 13. (a) Dry mass and (b) water contents of male and female inflorescence clusters. Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ , NS not significant).



### 3.6.2. 성 간 수고에 따른 화서군 건중량 비교

수고와 화서군 건중량의 상관분석을 실시한 결과 암나무 화서군의 경우 조사지 전체에서 수고의 크기에 따른 상관이 관찰되지 않았으나, 수나무 화서군의 경우 수고의 크기가 커지면 건중량이 증가하는 양의 상관을 보였다( $R^2 = 0.4964$ ,  $P < 0.0001$ ; Figure 14).

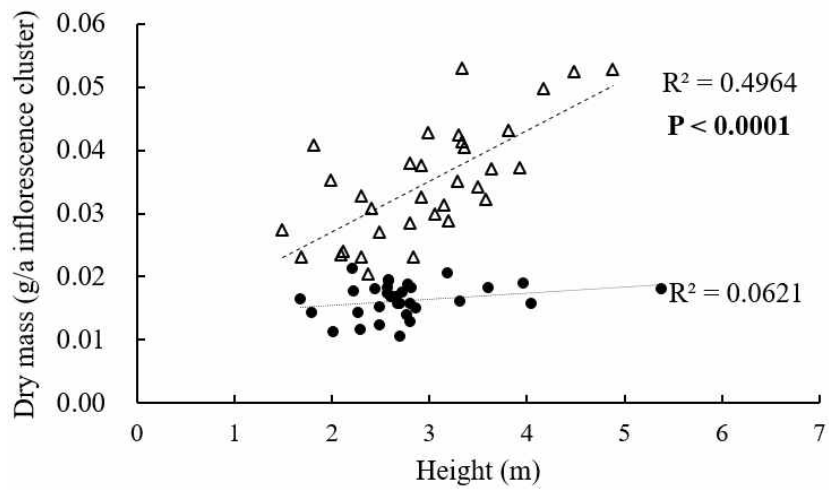


Figure 14. The relationship between height and dry mass of male and female inflorescence clusters of *L. obtusiloba* Blume in the study sites. Asterisks indicate significance levels (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ ).

### 3.6.3. 수꽃 형질 비교

수꽃의 직경(mm)과 총포엽의 길이(mm)는 세 조사지 모두에서 수고가 커짐에 따라 직경이 또는 길이가 증가하였고, 동시에 개체 간 직경 크기 또는 길이에 유의한 차이가 있었다( $P < 0.0001$ ; Figure 15a, 15c). 소화경 길이(mm)는 조사지 1과 조사지 2에서, 총포엽 너비(mm)는 조사지 1과 조사지 3에서 수고가 커짐에 따라 증가하였고, 개체 간 유의한 차이가 있었다( $P < 0.01$ ; Figure 15b, 15d).

또한, 수나무의 수고가 커짐에 따라 화서군 당 꽃 개수와 화서 당 꽃 개수도 증가하는 것을 확인할 수 있었으며, 개수에 유의한 차이가 관측되었다( $P < 0.05$ ; Figure 16). 수나무의 수고에 따른 화서군 당 화서 개수에는 유의한 차이가 관측되지 않았다.

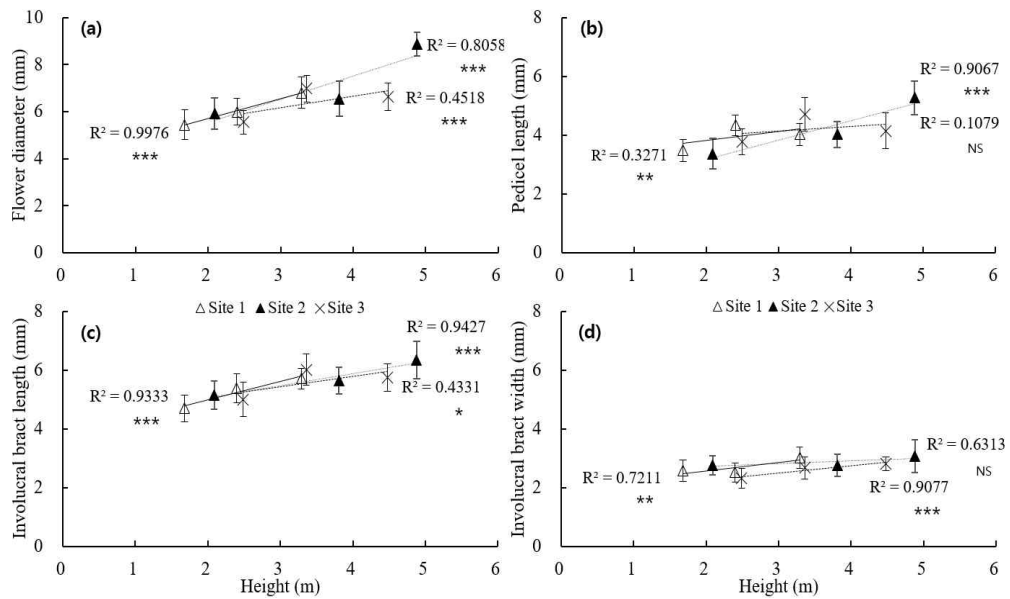


Figure 15. The relationship between height and 4 floral traits ((a) floral diameter (mm), (b) pedicel length (mm), (c) involucral bract length (mm), and (d) involucral bract width (mm)) of male flowers in each study sites. Asterisks indicate significance levels derived from ANOVA (\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.0001$ , NS not significant).

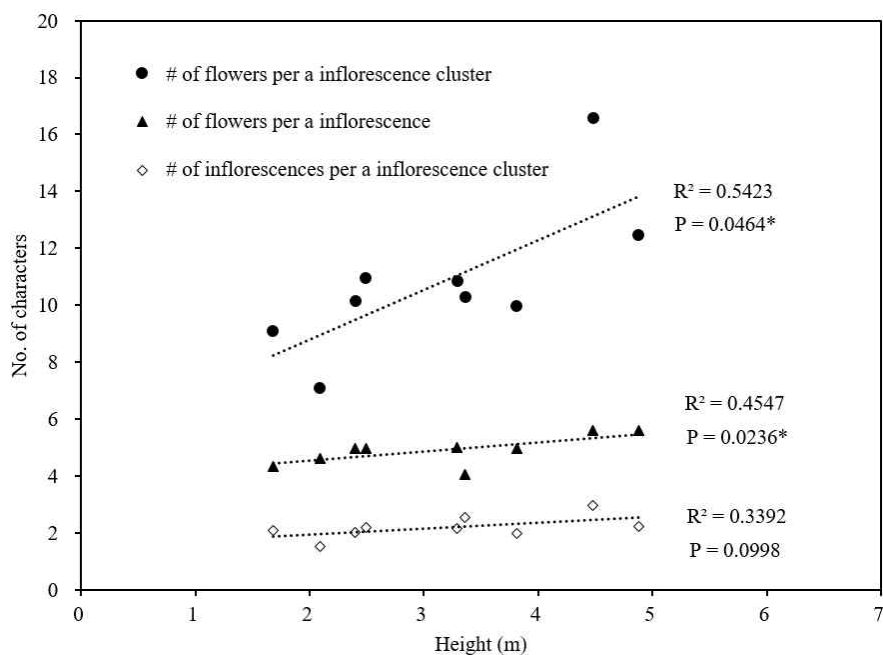


Figure 16. The relationship between height (m) and number of of characters of male flowers in the study sites. Asterisks indicate significance levels ( $*P < 0.05$ ,  $**P < 0.01$ ,  $***P < 0.0001$ ).

#### 3.6.4. 수꽃과 암꽃의 전질소, 총인, 칼륨 함량

조사지 전체에서 암꽃의 전질소( $P = 0.0016$ )와 총인( $P = 0.0004$ ) 함량이 수꽃보다 많았다( $P < 0.05$ ; Figure 17). 전질소의 경우 수꽃은 건중량의 1.46 %, 암꽃은 1.95 %로 분석되었고, 총인의 경우 수꽃은 kg 당 2134.2 mg, 암꽃은 kg 당 2932.5 mg로 두 항목 모두 암꽃의 함유량이 많았다. 칼륨은 수꽃과 암꽃 간 함량에 차이가 없었으며, 각각 kg 당 10467.8 mg, 10749.3 mg을 함유하고 있었다.

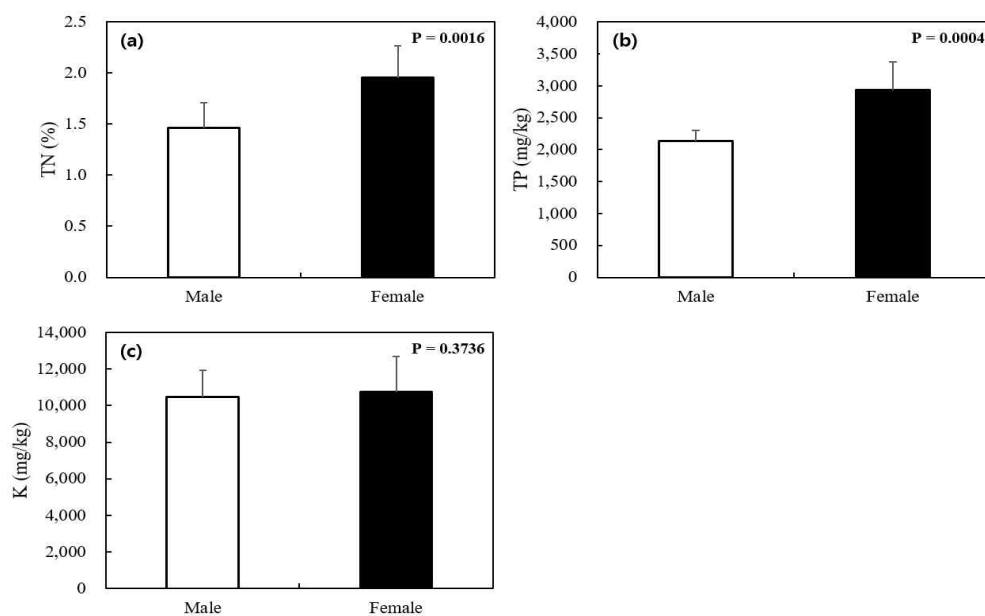


Figure 17. (a) Total Nitrogen (%), (b) total phosphorus (mg kg<sup>-1</sup>), and (c) potassium (mg kg<sup>-1</sup>) of male and female flowers.

## 4. 생강나무 개체군 공간 분포

### 4.1. 일변량 분석

#### 4.1.1. 생강나무 개체 전체

조사지 1에서 생강나무 개체는  $r$  값이 5 m가 되는 부근까지 임의분포(random)하다가 그 이상의 값에서 집중분포(clustering) 하는 경향을 보였다(Figure 18). 하지만  $\hat{K}(r)$  값이 신뢰구간에 거의 연접해 있어 임의분포에 가까운 경향을 보이는 것으로 해석할 수 있다.

조사지 2에서도 생강나무 개체는  $r$  값이 3 m가 되는 부근부터 집중분포하는 경향을 보이기 시작했으며,  $\hat{K}(r)$  값과 신뢰구간의 거리로 볼 때 조사지 1보다 집중분포하는 경향이 강한 것으로 보인다(Figure 19). 조사지 3에서 생강나무 개체는  $r$  값이 1 m가 되기 이전부터 집중분포하기 시작하였고, 조사지 1과 조사지 2에서보다 집중분포하는 경향이 강했다(Figure 18).



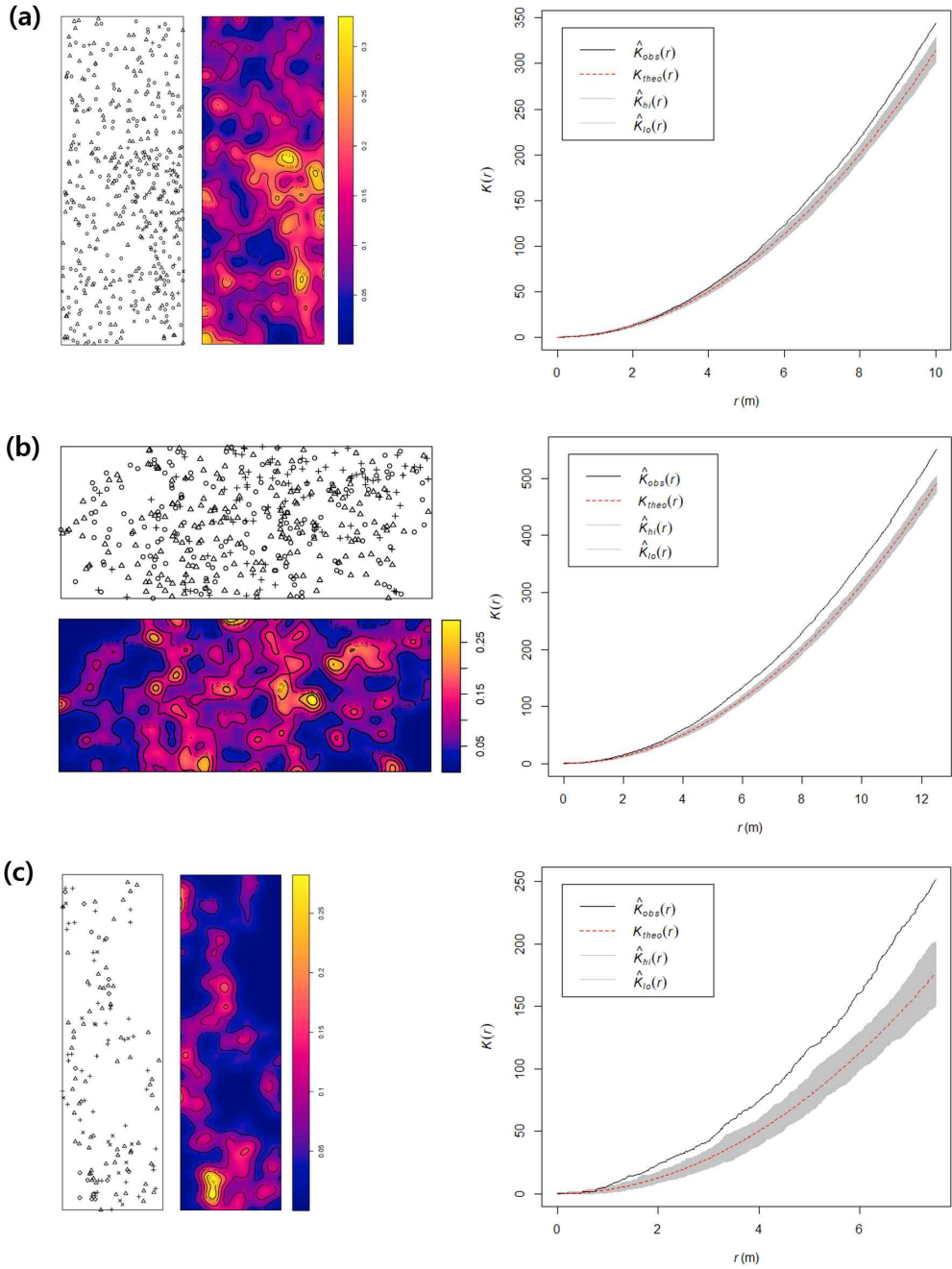


Figure 18. Location and density (left) and  $K$  function (right) of total *L. obtusiloba* Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, (c) site 3.

#### 4.1.2. 수나무, 암나무, 미성숙 개체

조사지 1에서 수나무와 암나무, 그리고 미성숙 개체는 모두 임의분포하는 경향을 보였다(Figure 19). 수나무는  $\hat{K}(r)$  값이 공간적 완전 무작위선과 일치하였다.

조사지 2에서 수나무는 약하게 집중분포하는 경향을 보이며,  $r$  값이 6 m 부근부터 집중분포하기 시작했다(Figure 20). 암나무는 임의분포하는 경향을 보였다. 미성숙 개체는 집중분포하는 경향을 보였다(Figure 20c).

조사지 3에서는 수나무와 미성숙 개체는 임의분포하는 경향을 보였으며, 암나무는  $r$  값이 3 m인 부근부터 집중분포하는 경향을 보이기 시작하나 신뢰구간의 경계에서 변화폭이 있었다(Figure 21).

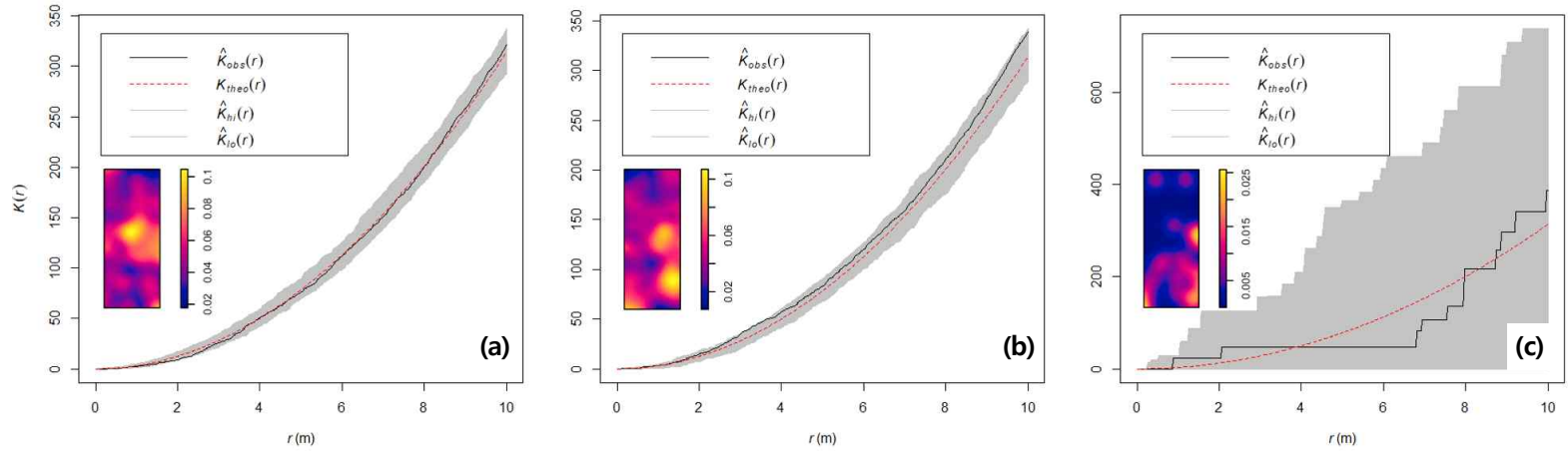


Figure 19.  $K$  function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive *L. obtusiloba* Blume individuals in site 1. Small rectangular box indicates density of individuals.

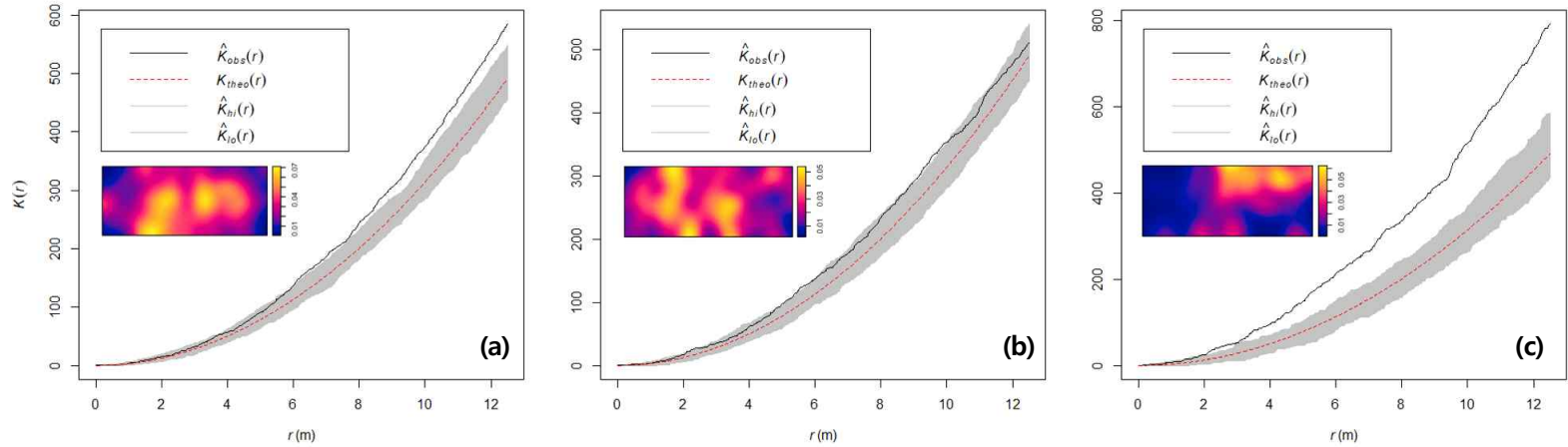


Figure 20.  $K$  function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive *L. obtusiloba* Blume individuals in site 2. Small rectangular box indicates density of individuals.

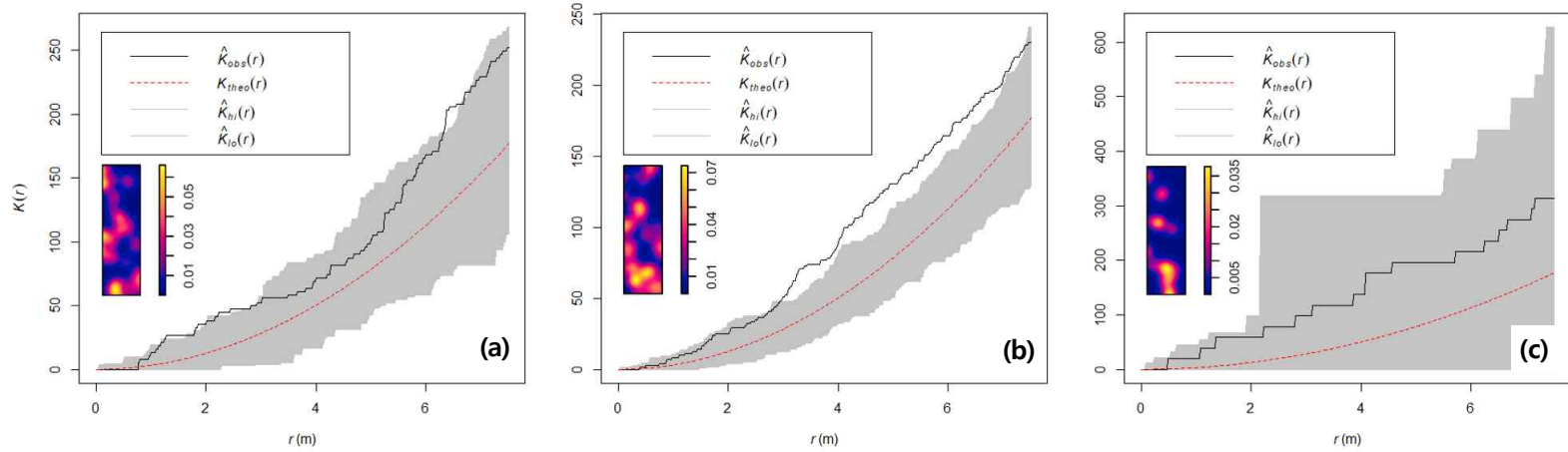


Figure 21.  $K$  function of (a) male, (b) female, and (c) non-reproductive *L. obtusiloba* Blume individuals in site 3. Small rectangular box indicates density of individuals.

## 4.2. 이변량 분석

### 4.2.1. 수나무- 암나무, 수나무- 미성숙 개체, 암나무- 미성숙 개체

조사지 1에서 수나무와 암나무, 수나무와 미성숙 개체, 암나무와 미성숙 개체는 서로 임의분포하는 경향을 보였다(Figure 22a). 조사지 2에서 역시 전반적으로 개체 간 임의분포하는 경향을 보였으나, 수나무와 암나무 개체는  $r$  값이 8 m 이상인 구간에서 약하게 집중분포하였다(Figure 22b). 조사지 3의 경우 수나무와 암나무, 수나무와 미성숙개체 간 임의분포하는 경향을 나타냈으며, 암나무와 미성숙개체 역시 임의분포하는 경향을 보이나  $r$  값이 6 m 부근부터 서로 집중분포하였다(Figure 22c).

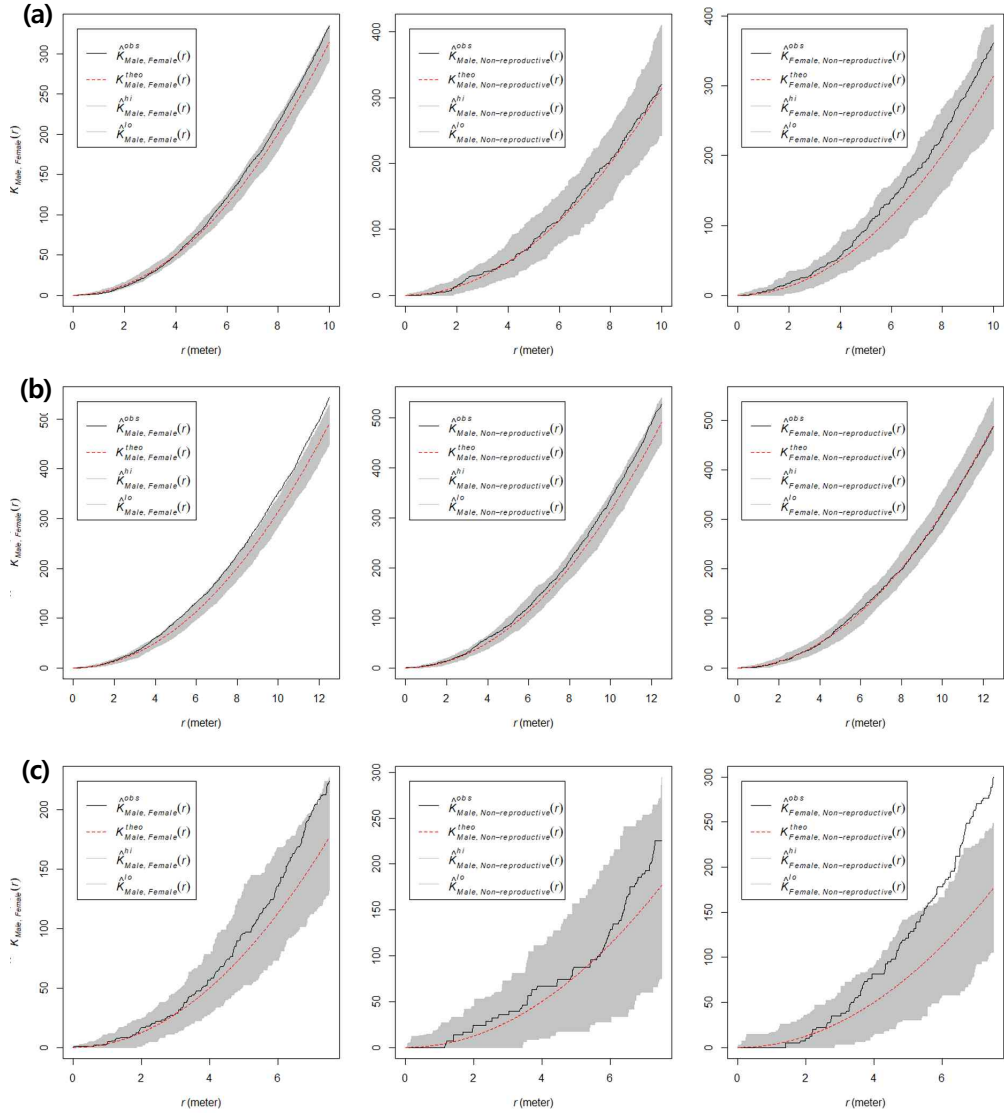


Figure 22. Cross- $K$  function for bivariate point between male and female (left box), male and non-reproductive (middle box), and female and non-reproductive (right box) *L. obtusiloba* Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3.

#### 4.2.2. 성숙 개체- 미성숙 개체

성숙 개체(수나무와 암나무 전체)와 미성숙 개체 간 공간 분포 양상은 모든 조사지에서 전반적으로 임의 분포하는 경향을 보였다(Figure 23). 조사지 3의 경우  $r$  값이 6 m 이상에서 약하게 집중분포하였다.



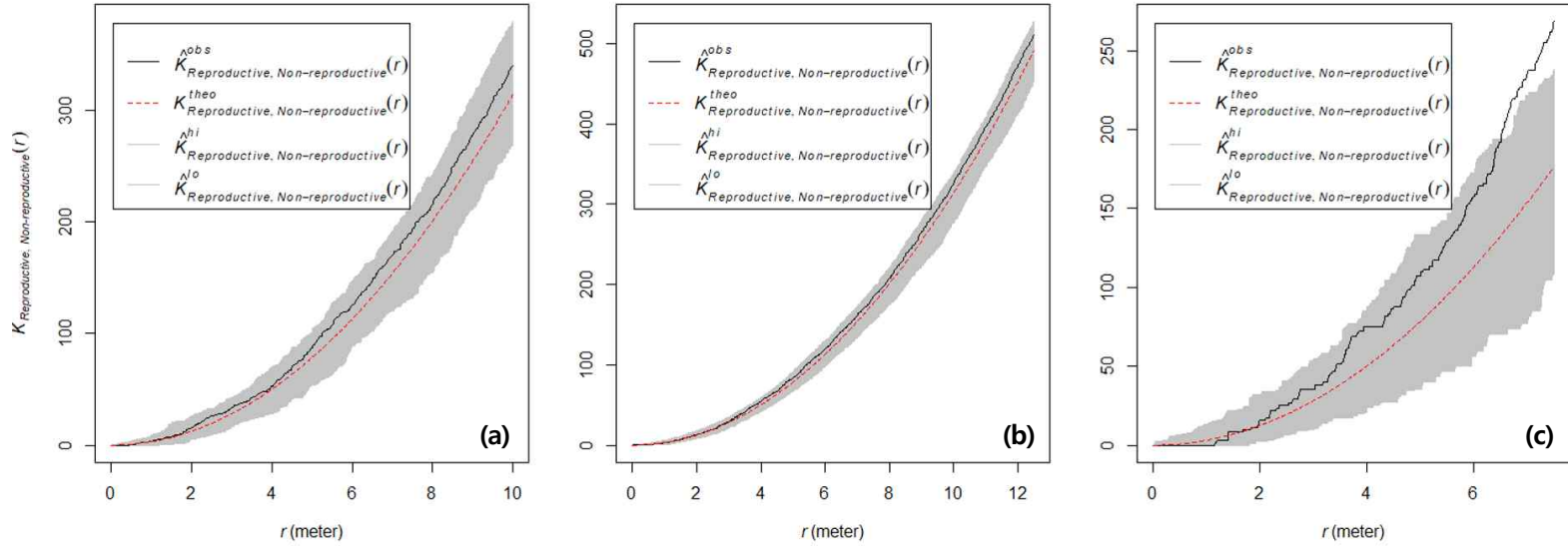


Figure 23. Cross- $K$  function for bivariate point between reproductive and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume individuals in (a) site 1, (b) site 2, and (c) site 3.

#### 4.2.3. 상충 수목- 생강나무 개체 전체

조사지 1의 세 매목조사용 방형구에서 상충 수목과 생강나무 개체는 서로 임의분포하는 것으로 분석되었다(Figure 24). 조사지 2의 세 방형구에서도 상충 수목과 생강나무 개체 간 임의분포하였다(Figure 25).

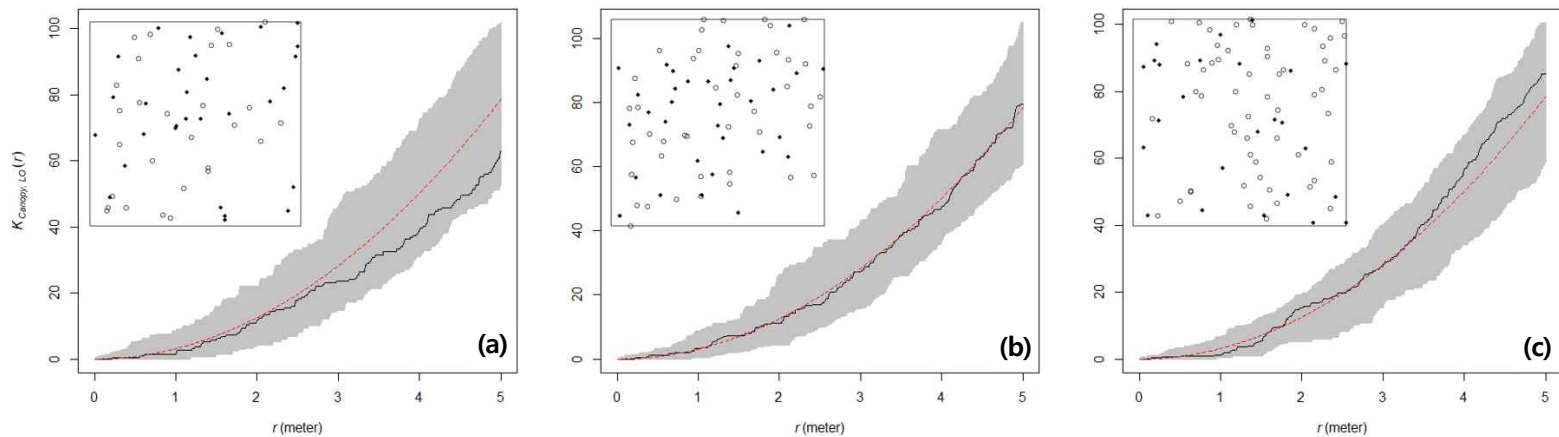


Figure 24. Cross- $K$  function for bivariate point between overstory trees (black diamond in a small square box) and total *L. obtusiloba* Blume individuals (empty circle in a small square box) in site 1. (a) 20 m  $\times$  20 m plot 1, (b) 20 m  $\times$  20 m plot 2, and (c) 20 m  $\times$  20 m plot 3.

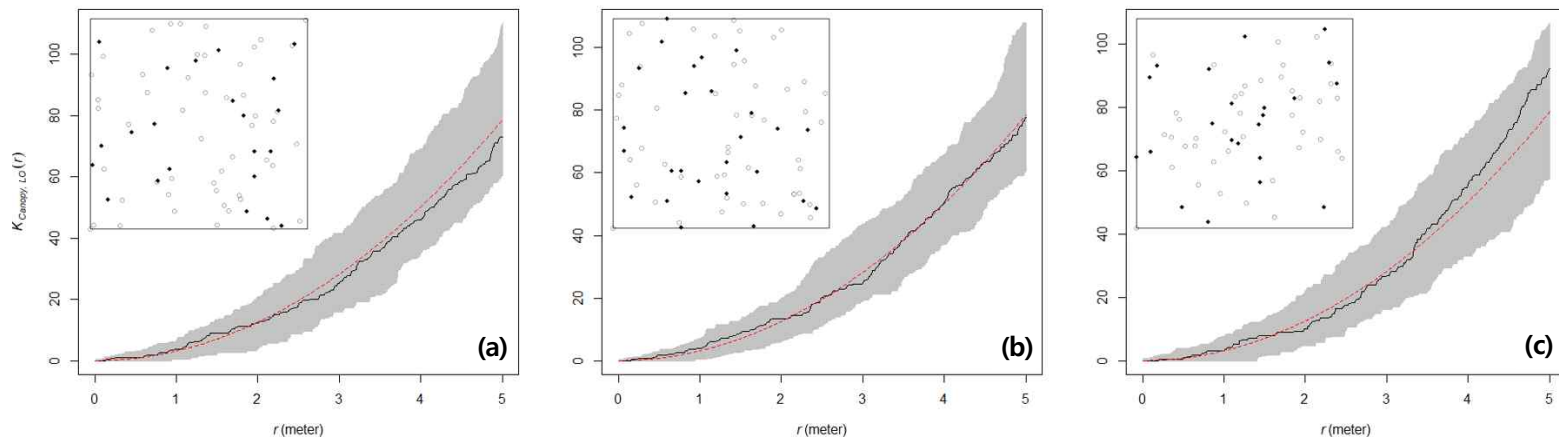


Figure 25. Cross- $K$  function for bivariate point between overstory trees (black diamond in a small square box) and total *L. obtusiloba* Blume individuals (empty circle in a small square box) in site 2. (a) 20 m  $\times$  20 m plot 1, (b) 20 m  $\times$  20 m plot 2, and (c) 20 m  $\times$  20 m plot 3.

#### 4.3. 최근린 개체 분할표 분석을 통한 분리도 측정

조사지 1에서 수나무와 암나무, 그리고 미성숙 개체 모두 동일한 성이 최근린으로 관측된 개체의 수가 무작위 분포의 상황을 가정한 경우에 기대되는 개체 수를 모두 상회하는 것으로 분석되었다(Table 9). 분리도는 세 집단에서 모두 양수 값을 가지지만, 수나무와 암나무는 값이 낮았다(Male  $S = 0.05$ ; Female  $S = 0.01$ ). 서로 다른 성을 최근린 개체로 갖는 경우, 수나무와 암나무 간 관측빈도는 기대빈도보다 낮았으나( $S$  값 음수), 성숙 개체와 미성숙 개체 사이에서는 대부분 관측빈도가 기대빈도보다 높은 것으로 분석되었다.

조사지 2 또한 동일한 성이 최근린으로 관측된 빈도가 기대빈도를 상회하는 것으로 분석되었으며, 특히 암나무는 최근린으로 암나무가 이웃하는 상황에서 관측빈도와 기대빈도 사이에 유의한 차이가 있었다( $S = 0.18$ ,  $P = 0.0198$ ; Table 10). 서로 다른 성을 최근린 개체로 갖는 상황에서는 대부분 관측빈도가 기대빈도보다 낮았으며, 수나무와 미성숙 개체 간의 관측빈도는 기대빈도보다 높았으나( $S$  값 양수), 유의한 차이는 없었다.

조사지 3 또한 동일한 성이 최근린으로 관측된 빈도가 기대빈도를 상회하였으며, 미성숙 개체의 경우 최근린으로 미성숙 개체를 이웃하는 상황의 관측빈도가 기대빈도보다 컸고( $P = 0.0099$ ), 분리도 또한 높은 것으로 분석되었다( $S = 0.73$ ; Table 11). 서로 다른 성을 최근린 개체로 갖는 상황에서는 대부분 관측빈도가 기대빈도보다 낮았다.

전반적인 분리도 경향은 조사지 3에서만 관측되었는데( $P = 0.01$ ), 이는 미성숙 개체 간 분리 경향이 강하게 나타났기 때문인 것으로 보인다( $P < 0.0001$ ; Table 12).

Table 9. Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in Site 1. *S* is the segregation index, *Z* is the z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the *Z* statistics and the randomization distribution estimated by random labellings.

From	To	Observed count	Expected count	<i>S</i>	<i>Z</i>	P-value	
						Normal	Random
Male	Male	108	107	0.01	0.13	0.8986	0.9999
	Female	92	98.5	-0.05	-0.85	0.3947	0.5248
	Non-reproductive	15	9.5	0.21	2.00	0.0458	0.0941
Female	Male	90	98.5	-0.08	-1.14	0.2546	0.2574
	Female	96	89.8	0.05	0.81	0.4154	0.4059
	Non-reproductive	11	8.7	0.11	0.86	0.3879	0.3762
Non-reproductive	Male	11	9.5	0.14	0.68	0.4939	0.5000
	Female	6	8.7	-0.26	-1.24	0.2148	0.1782
	Non-reproductive	2	0.8	0.43	1.09	0.2759	0.1040

Table 10. Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in Site 2. *S* is the segregation index, *Z* is the z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the *Z* statistics and the randomization distribution estimated by random labellings.

From	To	Observed count	Expected count	<i>S</i>	<i>Z</i>	P-value	
						Normal	Random
Male	Male	84	83.5	0.00	0.07	0.9415	0.9999
	Female	64	67.6	-0.04	-0.56	0.5770	0.5842
	Non-reproductive	48	44.9	0.04	0.55	0.5801	0.3960
Female	Male	58	67.6	-0.11	-1.54	0.1234	0.0594
	Female	70	54.2	0.18	2.36	0.0182	0.0198
	Non-reproductive	30	36.2	-0.1	-1.24	0.2166	0.0990
Non-reproductive	Male	46	44.9	0.02	0.21	0.8339	0.7475
	Female	29	36.2	-0.14	-1.5	0.1327	0.0842
	Non-reproductive	30	23.8	0.13	1.22	0.2237	0.1733

Table 11. Nearest-neighbor contingency table analyses of spatial segregation for male, female, and non-reproductive *L. obtusiloba* Blume in Site 3. *S* is the segregation index, *Z* is the z-score for between two count. P-values are based on normal distribution of the *Z* statistics and the randomization distribution estimated by random labellings.

From	To	Observed count	Expected count	<i>S</i>	<i>Z</i>	P-value	
						Normal	Random
Male	Male	24	17.2	0.25	1.83	0.0679	0.1040
	Female	17	24.2	-0.27	-2.00	0.0455	0.0446
	Non-reproductive	7	6.6	0.03	0.18	0.8567	0.8218
Female	Male	21	24.2	-0.09	-0.83	0.4084	0.4802
	Female	38	32.8	0.14	1.23	0.2183	0.2723
	Non-reproductive	7	9.1	-0.13	-0.81	0.4189	0.4109
Non-reproductive	Male	4	6.6	-0.31	-1.28	0.2023	0.1436
	Female	6	9.1	-0.31	-1.43	0.1534	0.1733
	Non-reproductive	8	2.3	0.73	3.26	0.0011	0.0099



Table 12. Result of  $X^2$  test for *L. obtusiloba* Blume data in each study site.

	Test	df	$X^2$	P-value	
				Asymptotic	Random
Site 1	Overall segregation	6	9.44	0.1505	0.1900
	From Female	2	1.84	0.3994	0.4200
	From Male	2	4.41	0.1104	0.1200
	From Non-reproductive	2	2.20	0.3329	0.2200
Site 2	Overall segregation	6	7.21	0.3017	0.2200
	From Female	2	5.61	0.0606	0.0100
	From Male	2	0.50	0.7782	0.7650
	From Non-reproductive	2	2.59	0.2733	0.2600
Site 3	Overall segregation	6	16.04	0.0136	0.0100
	From Female	2	1.59	0.4509	0.3900
	From Male	2	4.12	0.1274	0.1450
	From Non-reproductive	2	10.61	0.0050	<0.0001

#### 4.4. 수나무와 암나무의 유집 양상

수나무와 암나무가 동일한 성을 최근린으로 이웃하는 빈도는 모든 조사지에서 다른 성을 최근린으로 이웃하는 빈도보다 많았으나, 조사지 3의 암나무만 유의한 차이가 있었다( $P = 0.0138$ ). 최근린으로 이웃하는 성숙 개체까지의 거리 또한 동일한 성을 이웃하는 경우가 다른 성을 이웃하는 경우보다 평균 거리가 짧은 것으로 관측되었으나, 모든 경우에서 유의한 차이는 없었다(Table 13).

Table 13. Frequency of nearest-neighbor and mean distance (m) to nearest-neighbor between male and female *L. obtusiloba* Blume individuals in each study site.

	Sex	Frequency of nearest-neighbor					Distance (m) to nearest-neighbor			
		Male	Female	N	$X^2$	P-value	Male	Female	$W$	P-value
Site 1	Male	114	101	215	0.7861	0.3753	1.60±0.80	1.84±0.92	6285	0.0787
	Female	95	102	197	0.2487	0.6180	1.73±0.88	1.59±0.84	4275	0.3304
Site 2	Male	111	85	196	3.4490	0.0633	2.04±1.15	2.17±1.25	4910	0.6257
	Female	75	83	158	0.4051	0.5245	2.05±1.21	2.02±1.29	3150	0.8975
Site 3	Male	27	21	48	0.7500	0.3865	2.10±1.35	2.36±1.42	326	0.3826
	Female	23	43	66	6.0606	0.0138	2.59±1.61	2.00±1.08	388	0.1537

## 제 5 장 고 찰

### 1. 생강나무 개체군의 갱신 전략

#### 1.1. ramet을 통한 개체 내 갱신

생강나무가 속한 *Lindera* 속은 근원부에서 ramet이 다수 발생하는 특징이 있다(Dupont and Kato, 1999a). 다수의 ramet을 발생시켜 개체 내 갱신을 이어가는 특징이 본 연구의 모든 생강나무 개체군에서도 발견되었다. 하지만, 생강나무 개체군의 구성 비율과 크기 분포, 연령 분포를 종합적으로 볼 때, 조사지 별로 주된 갱신 전략에 차이가 있었다. 조사지 1에서 완전히 고사한 개체가 발견되지 않았고(0.0 %), 조사지 3 또한 고사한 개체의 비율이 다른 구성 개체의 비율보다 현저히 낮았던 점(1.0 %)은 이들 개체군에서 생강나무가 개체 내의 갱신 전략을 적절히 활용하고 있다는 것을 의미한다고 볼 수 있다. 이처럼 ramet을 형성하는 갱신 전략은 뿌리에 에너지를 저장하거나 맹아를 발생시키는 등 종자 갱신을 할 수 없는 상황에서 식물이 택할 수 있는 번식 방법 중 하나이다(Pandey and Shukla, 2003). 또한 조사지 1과 조사지 3의 경화지 수를 살펴보면 수나무와 암나무, 그리고 미성숙 개체 모두 평균 경화지 수가 조사지 2보다 많았으며, 경화지의 평균 근원경 또한 모든 유형의 개체에서 조사지1과 조사지3이 조사지 2보다 컸다(Table 6). 임동옥 등(2015)의 연구에 따르면 생강나무와 근연종인 털조장나무(*Lindera sericea* (Siebold & Zucc.) Blume)의 경우 일정 수고 이상 또는 일정 직경 이상이 되면 주지는 고사하고 새로운 맹아지의 수를 늘리는 방향으로 생존 전략을 보이는 것으로 알려져 있는데, 생강나무 개체군에서도 주지가 고사하는 경우 현재 발달

되어 있는 ramet pool에서 다른 ramet이 주지의 역할을 대체하며 개체 내 갱신을 이어가는 방식이 조사지 2보다 조사지 1과 조사지 3에서 상대적으로 유리한 상황인 것으로 판단된다.

## 1.2. 종자에 의한 갱신

일반적으로 목본식물은 종자 발아 후, 활착에 성공한 치수가 유목에서 성목으로 성장하는 과정을 거쳐 갱신되는데(Barnes et al., 1997; Kimmins, 2004), 이러한 갱신의 성패는 개체군 내 발생하는 치수의 밀도에 의해 결정된다(Saxena and Singh, 1984). 조사지 2에서 생강나무 개체군의 수고급, 근원경급 분포를 보면 낮은 크기의 등급에서 조사지 1과 조사지 3보다 미성숙 개체의 밀도가 높았다(Figure 6). 이는 조사지 2의 생강나무 개체군에서 후계목으로 성장할 수 있는 미성숙 개체의 pool이 타 조사지에 비해 크다는 것을 의미하며, 조사지 2의 환경이 종자에 의한 갱신에 유리한 상황이기 때문인 것으로 추정해볼 수 있다. 일반적으로 치수의 생존은 임내 생물적, 비생물적 환경에 영향을 받는다(Kitajima and Fenner, 2000). 특히, 수관의 소개는 임내 광 조건을 개선시켜 치수의 발생을 촉진시키고(Dupuy and Chazdon, 2006), 병원균으로 인한 치수의 고사율을 낮추는 것으로 알려져 있는데(Denslow, 1987; Turner, 1990; Brown and Whitmore, 1992), 상층 수목의 피도가 낮은 조사지 2의 개선된 광 환경이 치수의 발생 및 생존에 영향을 주었고, 이것이 조사지 2에서 상대적으로 높은 비율의 미성숙 개체가 관찰된 이유인 것으로 보인다. 하지만, 본 연구에서 1 m 이하의 미성숙 개체는 조사 대상에서 제외되었고, 조사지 생강나무 개체군의 해거리 상황으로 하종량 자료를 획득하지 못하여 종자의 공급으로부터 시작되어 치수의 발생 및 성장으로 이어지는

전반적인 종자 갱신 양상을 고찰하지는 못하였다.

## 2. 생강나무의 성적 이형성

### 2.1. 생장 측면에서의 성적 이형성

많은 연구에서 자웅이주 목본 식물에서 번식 비용에 대한 투자가 암식물의 수고, 흉고직경 등에서 느린 영양 생장을 야기한다고 보고하고 있다 (Lloyd and Webb, 1977; Lovett Doust and Lovett Doust 1988; Vasiliauskas and Aarssen, 1992, Cipollini and Whigham, 1994). 본 연구에서 수고, 근원경, 주지 근원경, 경화지 수, 그리고 연화지 수에 대한 생강나무의 성적 이형성은 생육 변수에 따라 다르게 관측되었다(Table 7). 수고는 조사지 2에서만 암나무의 크기가 수나무의 크기보다 유의하게 컸고, 조사지 전체에서는 수나무와 암나무 간 이형성이 없는 것으로 분석되었다. 근원경은 조사지 전체에서 수나무가 암나무보다 유의하게 컸으며, 이형성이 있었다. 주지 근원경은 조사지 전체에서는 이형성이 발견되지 않았다. 경화지 수와 연화지 수는 조사지 전체에서 수나무가 암나무보다 수가 많았으며, 수나무와 암나무 사이에 성적 이형성이 있었다. 생강나무와 근연종인 *Lindera benzoin* 또한 수나무가 암나무보다 ramet 수가 많고 ramet의 근원경 크기가 큰 것으로 연구된 바 있는데, *L. benzoin*의 경우와 마찬가지로 생강나무 또한 암나무가 생식 기관에 투입했던 비용이 영양 기관에 투입할 수 있는 비용을 상쇄시켰기 때문인 것으로 판단된다 (Cipollini and Whigham, 1994).

한편, 지표면 암석 비율, 토양 유기물 함량 등 임상 기질과 관련된 변수, 그리고 상층 수목의 밀도, 상층 수목의 피도 등 상층부의 영향과 관련

된 변수들과 성적 이형성 사이에 인과성이 있었는데, 이들 변수들 모두 조사지 2에서 조사지 1, 그리고 조사지 3으로 갈수록, 즉, 지표면 암석 비율, 토양 유기물 함량, 그리고 상층 수목의 밀도 및 피도가 증가할수록 수나무의 수고, 근원경, 주지 근원경, 경화지 수, 연화지 수의 크기 또는 개수가 암나무에 비해 크거나 많아지는 방향으로 이형성이 진행되었다 (Figure 10). 조사지 1과 조사지 3에서 각 변수에 대한 성적 이형성 지표가 모두 음의 값이고, 조사지 2에서는 연화지 수를 제외한 나머지 변수들의 지표가 0 부근의 값 또는 양의 값을 띠는 것으로 보아 조사지 2의 임상 기질 및 상층부의 환경이 조사지 1과 조사지 3보다 암나무의 생육에 보다 유리한 것으로 판단된다. 특히, 상층부 환경의 영향과 관련해서는 *L. benzoin*의 경우 수관이 닫힘에 따라 개체군이 수편향의 성비를 보인다는 연구 결과로 미루어볼 때, 내음성에 대한 성숙 개체 간 반응의 차이로 인해 피음 상황에서 수나무보다 암나무의 생장이 저조하여 이것이 개체군의 구조에 영향을 주었기 때문인 것으로 판단된다(Cipollini and Whigham, 1994).

## 2.2. 생활사적 측면에서의 성적 이형성

### 2.2.1. 성숙기에 도달하는 연령 및 크기

조사지에서 발견되는 성숙 개체의 최소 연령을 비교해보면, 조사지 전체에서 수나무(9년생)가 암나무(11년생)보다 2년 정도 빠른 것으로 조사되었다. 하지만, 수나무와 암나무의 평균 연령을 성숙기에 도달하는 연령의 임계값(critical value)으로 생각한다면, 수나무 평균 연령  $20.4 \pm 6.7$ 년, 암나무 평균 연령  $20.3 \pm 4.9$ 년생으로 수나무와 암나무 간 성숙기에 도달하

는 연령에는 차이가 없었다. 또한, 본 연구에서 생강나무의 평균 수고 및 평균 주지 근원경에 있어서 조사지 전체에서 수나무와 암나무가 성숙기에 도달하는 크기에 차이가 없었는데(Table 5), 이는 근연종인 *L. benzoin*의 연구 결과와 일치한다(Cipollini and Whigham, 1994). 따라서, 본 연구의 생강나무 개체군은 성숙기에 도달하는 연령과 크기에 있어 성 간 이형성은 없는 것으로 판단된다.

한편, 조사지 1에서 성숙 여부를 특정할 수 없는 개체의 비율(18.6 %)이 조사지 2(5.4 %)와 조사지 3(10.4 %)에 비해 높았다(Figure 5). 근연종인 *L. benzoin*의 경우, 개체군 전체의 연령이 높을수록 일부 성숙 개체가 개화를 하지 않는 상태로 회귀할 가능성이 있다고 보고되고 있는데(Cipollini and Whigham, 1994), 본 연구에서 개체군의 평균 연령이 조사지 1의 경우 평균 20.9년생, 조사지 2의 경우 평균 18.1년생, 조사지 3의 경우 평균 19.5년생으로 조사지 1의 평균 연령이 다른 개체군 보다 높았으며( $P < 0.001$ ), 개체군의 이러한 연령 구조의 차이가 조사지 1에서 성숙 여부를 특정할 수 없는 개체의 구성 비율과 연관되어 있는 것으로 판단된다.

### 2.2.2. 수명

생강나무 개체군의 연령 분포를 살펴보면 조사지 전체에서 수나무는 최대 56년생까지의 나타났고, 암나무는 최대 37년생까지의 분포를 보였다(Table 4). 또한, 모든 조사지의 25년생 이상의 등급에서 수나무의 밀도가 암나무의 밀도보다 높았다(Figure 8). 이를 통해 암나무가 수나무보다 짧은 수명을 갖는 것으로 추정해볼 수 있다. 많은 연구에서 암식물의 번식 비용에 대한 높은 투자가 암식물의 높은 고사율을 야기하는 것으로 보고



되고 있는데(Meagher, 1981; Waser, 1984; Ågren, 1987; Allen and Antos, 1993), 이것이 개체군의 수나무와 암나무의 연령 구조의 차이에 영향을 미친 것으로 판단된다. 본 연구에서는 고사목에 대한 성 판별이 어려워 성숙 개체 간 고사율을 추정하지는 못하였다.

### 2.2.3. 개화에의 투자

자웅이주 식물을 대상으로 한 많은 연구들에서 수나무가 암나무보다 개화(flowering)에 많은 투자를 하는 것으로 보고되고 있다(Barrett and Helenurm, 1981; Oyma and Dirzo, 1988; Allen and Antos, 1993; Antos and Allen, 1994; Cipollini and Whigham, 1994). 본 연구의 모든 조사지에서 생강나무 수나무가 암나무보다 화서군 당 건중량이 높았는데( $P < 0.001$ ), 심경구 등(1999)의 연구에서 생강나무 수나무(평균 10개)가 암나무(평균 5개)보다 화서군 당 꽃의 개수가 2배가량 많았던 점으로 미루어볼 때, 이러한 건중량의 차이는 성숙 개체 간 꽃 개수의 차이에서 기인하는 것으로 추정된다. 많은 연구들에서 수식물이 암식물보다 많은 꽃 또는 화서를 가지는 것으로 보고되고 있으며(Carr, 1991; Barrett, 1992; Meagher, 1992; Cipollini and Wigham, 1994), 생강나무와 근연종인 *L. benzoin*의 경우 수나무가 암나무보다 개화량이 많고 주지에 화아가 더 많이 달리는 것으로 알려져 있다(Cipollini and Wigham, 1994). 이를 종합해 보면, 생강나무 또한 수나무가 암나무보다 개화에 상대적으로 많은 투자를 하고 있는 것으로 판단된다.

한편, 조사지 2에서 수나무의 수고가 커짐에 따라 화서군의 건중량이 증가하였다(Figure 14). 수고가 커질수록 직경과 소화경 길이, 총포엽의 길이가 함께 커졌으며, 수고가 커질수록 화서 당 꽃의 개수가 많아졌는데,

이러한 점 등이 수나무의 수고에 따른 건중량의 차이를 낳은 것으로 판단된다.

#### 2.2.4. 결실에의 투자

많은 수의 자웅이주 식물에서 암식물이 수식물보다 생식기관에 많은 비용을 투자하는 것으로 알려져 있으며, 이는 특히 암식물이 열매를 생산하는 과정에서 생식기관에 자원을 분배하는 방식과 깊은 관련이 있다 (Lloyd and Webb, 1977; Bawa et al., 1982; Oyama and Dirzo, 1988; Ramp and Stephenson, 1988; Cipollini and Stiles, 1991; Allen and Antos, 1993). 본 연구에서 암꽃의 전질소 및 총인의 함량이 수꽃보다 유의하게 높았는데( $P < 0.05$ ; Figure 17), 암식물이 열매를 생산하기 위해 생식기관에 N, P, Mg, Ca 등의 성분 함량을 높인다는 연구 결과를 미루어볼 때(Cipollini and Whigham, 1994; Carroll and Delph, 1996; Rocheleau and Houle, 2001), 생강나무 암나무 또한 개화 이후 결실을 준비하는 과정에서 수나무와는 차별화된 자원 분배 방식을 선택하고 있음을 확인할 수 있었다. 다만 본 연구에서 조사지 생강나무 개체군의 해거리 상황으로 결실에 투자하는 비용을 포함한 수나무와 암나무의 생식기관에의 투자를 직접 비교하지는 못하였다.

### 3. 생강나무 개체군의 성비 구조 변화

본 연구에서는 조사지 2(성비 0.56,  $P < 0.01$ , 수편향)를 제외한 나머지 조사지에서는 성비에 유의한 차이가 없었으며, 조사지 전체에서 또한 성비에 유의한 차이가 없었다(Table 3). 이는 일본에서 진행된 생강나무

개체군의 성비에 유의한 차이가 없다는 결과와 일치한다(Dupont and Kato, 1996a). 1:1의 성비는 수식물과 암식물이 서로 자원 경쟁에서 자유롭거나 수분 확률(pollination rate)이 충분히 높은 상태에 있는 자웅이주 식물들에서 관찰되는 결과이다(Opler and Bawa, 1978; Vasiliauskas and Aarssen, 1992; Allen and Antos, 1993; Gibson and Menges, 1994). 본 연구의 생강나무 개체군 또한 서식지 환경이 양분 이용의 측면에서 수나무와 암나무 모두에 유리한 환경이기 때문인 것으로 판단된다. 반면, 수편향의 성비는 수식물의 이른 개화시기, 수식물의 상대적으로 많은 개화 빈도, 그리고 암식물의 높은 고사율이 그 주요 원인이 될 수 있다(Barrett et al., 2010). 이러한 수편향의 경향은 또한, 개체군 전체의 연령이 증가함에 따라 심해지는 것으로 알려져 있으며(Allen and Antos, 1993), *L. benzoin*의 경우, 크기 분포에 있어서 수고 2 m 미만의 등급에서 암편향의 성비 구조를 보인 반면, 수고 2 m 이상의 등급에서는 수편향의 성비 구조를 보이는 것으로 조사된 바 있다(Cipollini and Whigham, 1994). 본 연구의 생강나무 개체군에서도 모든 조사지에서 25년생 초과 생존 개체의 수나무 밀도가 암나무 밀도보다 높았으며(Figure 8), 주지 근원경급 분포에서 또한 주지 근원경 4 cm를 기준으로 상위 등급에서 수나무의 밀도가 높았다(Figure 6).

한편, 성비가 차이가 없는 상태(조사지 3과 조사지 1)에서 수편향(조사지 2)으로 이동해가는 과정에서 생육 특성과 관계된 변수들의 성적 이형성 지수가 점차 암나무의 크기 또는 개수가 커지는 방향으로 변화했다(Figure 11). 이는 번식을 위해 상대적으로 생식 기관에 많은 자원 배분을 했던 암식물이 성비 불균형의 상황에 놓이게 되면서 이의 비용을 상쇄시키기 위한 방법으로 보인다(Lloyd, 1979). 성비 불균형의 상황에 놓인 암식물은 잎의 수분 함량을 높이거나 많은 수의 잎을 만드는 등 영양기관에

대한 투자를 늘리거나(Wallace and Rundel, 1979, Delph, 1990), 수식물과의 공간적인 분리를 통해 경쟁을 최소화하는 전략을 택하는데(Freeman et al., 1976), 생강나무의 경우 암식물이 수고 및 근원경의 크기와 지상부 줄기 수를 늘리는 것으로 이러한 성비 불균형의 문제를 해소하는 것으로 보인다.

## 제 6 장 결 론

중왕산 신갈나무림에서 생강나무 개체군의 성비는 유의한 차이가 없었다. 다만 연령과 크기가 커짐에 따라 수나무의 밀도가 암나무보다 높아졌는데, 이는 암나무의 높은 고사율 때문이다.

생강나무 수나무는 암나무보다 근원경이 컸으며, 경화지 수와 연화지 수가 많았다. 상층 수목의 밀도 및 피도, 지표면 암석 비율, 토양 유기물 함량이 증가할수록 암나무보다 수나무의 수고 및 근원경 크기가 커졌고 지상부 줄기 수가 많아졌다. 수나무는 암나무보다 수명이 길고 개화에 많은 투자를 하는 반면, 암나무는 결실에 많은 투자를 하였다. 생육과 생활사적 측면에서의 이러한 이형성은 전 생애에 걸쳐 번식에 많은 비용을 투자하는 암나무의 높은 고사율과 느린 영양 성장 때문이다.

생강나무 개체군에서 성숙 개체 간 뚜렷한 공간적 분리현상은 관측되지 않았으며, 개체 간, 성숙 개체와 미성숙 개체 간, 그리고 상층 수목과 생강나무 개체 간 주로 임의분포하였다. 이는 생강나무가 광 조건보다는 미소서식지 환경을 선호하여 분포하기 때문인 것으로 추정된다.

본 연구에서 생강나무 개체군은 성비 편향이나 수나무와 암나무의 공간적 분리현상을 보이지 않았으나, 상층 및 임상기질, 그리고 성숙 개체 간 자원 분배 양상의 차이가 생강나무 개체군의 갱신 전략, 개체의 생육 및 생활사적 측면에 있어서의 성적 이형성, 그리고 성비 구조에 영향을 주었다. 이는 우리나라의 산림 내에서 다양한 발달 국면에 있는 생강나무 개체군과 근연종 및 다른 자웅이주 관목이 개체군을 유지하는 기작을 이해하는 데 시사하는 바가 크다. 수관 및 임상에 대한 산림 관리 시에도 자웅이주 관목의 성 간 임내 환경에 대한 반응의 차이를 고려한 세심한 관리가 필요하다.

## 인용 문헌

- 국립수목원. 2011. 2011 기후변화 취약 산림식물종 보전·적응사업 보고서. 국립수목원, 포천.
- 김종원. 2004. 녹지생태학. 월드사이언스, 서울.
- 김칠남. 1994. 조계산과 무등산지역 털조장나무의 생태와 형태적 특성에 관한 연구. 순천대학교 대학원 석사학위논문, 전라남도.
- 김태영, 김진석. 2011. 한국의 나무. 돌베개, 파주.
- 선병운. 1986. 한국산 녹나무과 식물의 분류학적 연구. 서울대학교 대학원 박사학위논문, 서울.
- 선병운, 정영호. 1988. 한국산 녹나무과 식물의 종속지적 연구. 식물분류학회지, 18(2):133-151.
- 신수경. 2012. 제주도 평대리 비자나무의 성체제를 고려한 보전방안. 성신여자대학교 대학원 석사학위논문, 서울.
- 신수경. 2018. 한국 자웅이주 식물 두 종의 보전생태와 유전. 성신여자대학교 대학원 박사학위논문, 서울.
- 신재권. 2013. 우리나라 자생 향나무림의 개체군 분포, 군집생태 및 유전 다양성. 공주대학교 대학원 박사학위논문, 충청남도.
- 심경구, 하유미, 김영해, 심걸보. 1999. 자생 생강나무의 조경적 특성 및 번식방법에 관한 연구. 한국조경학회지 27(4):50-58.
- 윤충원, 신준환, 양희문, 임중환, 이병천. 2011. 한국 산림의 식물사회학적 분류. 국립산림과학원, 서울.
- 이동철. 1994. 중부지방 비목나무 자생림 특성조사 및 번식에 관한 연구. 성균관대학교 대학원 박사학위논문, 서울.
- 이동철, 심경구, 최송현, 이경제. 1994. 중부지방 비목나무 자생림의 식물

- 군집구조 분석(I). 한국조경학회지, 22(2):133-157.
- 이동철. 1995. 중부지방 자생 비목나무 분포에 관한 연구. 한국자원식물학회지, 8(2):175-182.
- 임동옥, 최대훈, 윤홍균. 2015. 무등산, 천봉산 및 조계산에서 털조장나무 개체군의 분포특성과 동태. 한국환경생태학회지, 29(4):570-579.
- 장선영. 2005. 우리나라 자웅이주 식물의 생태와 진화. 성신여자대학교 교육대학원 석사학위논문, 서울.
- 장진성, 김휘, 장계선. 2011. 한국동식물도감 제 43권 식물편(수목). 교육과학기술부. 디자인포스트, 파주.
- Ågren, J. 1987. Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L. Oecologia 72(2):161-169.
- Ågren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self incompatible herb *Lythrum salicaria*. Ecology 77(6):1779-1790.
- Allen, G. A., & Antos, J. A. 1993. Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. The American Naturalist 141(4):537-553.
- Anderson, G. J., Bernardello, G., Lopez, P., Stuessy, T. F., & Crawford, D. J. 2000. Dioecy and wind pollination in *Pernettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernández Islands. Botanical Journal of the Linnean Society 132(2):121-141.
- Antos, J. A., & Allen, G. A. 1994. Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*: a functional interpretation. Journal of Ecology 21-29.

- Baker, H. G., & Cox, P. A. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 244-253.
- Barnes, B. V., Zak, D. R., Denton, S. R., & Spurr, S. H. 1997. *Forest ecology* (No. Ed. 4). John Wiley and Sons, New York.
- Barrett, S. C., & Helenurm, K. 1981. Floral sex ratios and life history in *Aralia nudicaulis* (Araliaceae). *Evolution* 752-762.
- Barrett, S. C. 1992. Gender variation and the evolution of dioecy in *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 5(3):423-444.
- Barrett, S. C., Yakimowski, S. B., Field, D. L., & Pickup, M. 2010. Ecological genetics of sex ratios in plant populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1552):2549-2557.
- Bawa, K. S., & Opler, P. A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29(1):167-179.
- Bawa, K. S., & Opler, P. A. 1977. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution* 64-68.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11(1):15-39.
- Bawa, K. S., Keegan, C. R., & Voss, R. H. 1982. Sexual dimorphism in *Aralia nudicaulis* L.(Araliaceae). *Evolution* 371-378.
- Bawa, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *American Journal of Botany* 81(4):456-460.



- Bell, G. 1982. The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality. CUP Archive.
- Bierzychudek, P., & Eckhart, V. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. *The American Naturalist* 132(1):34-43.
- Brown, N. D., & Whitmore, T. C. 1992. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 335(1275):369-378.
- Carr, D. E. 1991. Sexual dimorphism and fruit production in a dioecious understory tree, *Ilex opaca* Ait. *Oecologia* 85(3):381-388.
- Carroll, S. B., & Delph, L. F. 1996. The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences* 157(4):493-500.
- Chang, C.S. & Kim, H. 2015. The Woody Plants of Korea. Beta Version.
- Charlesworth, B., & Charlesworth, D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* 112(988):975-997.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators?. *The American Naturalist* 141(3):481-490.
- Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity* 88(2):94.
- Cipollini, M. L., & Whigham, D. F. 1994. Sexual dimorphism and cost

- of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 81(1):65–75.
- Cox, P. A. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *The American Naturalist* 117(3):295–307.
- Cox, P. A. 1988. Hydrophilous pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19(1):261–279.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray.
- Delph, L. F. 1990. Sex ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae). *Evolution* 44(1):134–142.
- Delph, L. F., Lu, Y., & Jayne, L. D. 1993. Patterns of resource allocation in a dioecious *Carex* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 80(6):607–615.
- Delph, L. F. 1999. Sexual dimorphism in life history. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 149–173). Springer, Berlin, Heidelberg.
- De Jong, T. J., & Van der Meijden, E. 2004. Sex ratio of some long lived dioecious plants in a sand dune area. *Plant Biology* 6(5):616–620.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(1):431–451.
- Dixon, P. M. 2002. Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species. *Ecoscience* 9(2):142–151.
- Dixon, P. M. 2006. Ripley's K Function. pp. 1796–1803. In: El-Shaarawi A. H. and W. W. Piegorsch (eds). *Encyclopedia of*

- Environmetrics, Vol. 3. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, U. K.
- Doust, J. L., & Doust, L. L. 1988. Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*. *Ecology* 69(3):741–750.
- Dupont, Y. L., & Kato, M. 1999a. Sex ratio variation in dioecious plant species: a comparative ecological study of six species of *Lindera* (Lauraceae). *Nordic Journal of Botany* 19(5):529–540.
- Dupont, Y. L., & Kato, M. 1999b. Phenology and flower visiting entomofauna of six species of *Lindera* (Lauraceae) in Japan. *Nordic Journal of Botany* 19(6):707–718.
- Dupont, Y. L. 2002. Evolution of apomixis as a strategy of colonization in the dioecious species *Lindera glauca* (Lauraceae). *Population Ecology* 44(3):0293–0297.
- Dupuy, J. M., & Chazdon, R. L. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22(1):65–76.
- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics* 24(1):217–242.
- Field, D. L., Pickup, M., & Barrett, S. C. 2013. Comparative analyses of sex ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 67(3):661–672.
- Freeman, D. C., Klikoff, L. G., & Harper, K. T. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193(4253):597–599.

- Freeman, D. C., Harper, K. T., & Charnov, E. L. 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. *Oecologia* 47(2):222-232.
- Freeman, D. C., Doust, J. L., El-Keblawy, A., Miglia, K. J., & McArthur, E. D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review* 63(1):65-92.
- Fox, J. F. 1985. Incidence of dioecy in relation to growth form, pollination and dispersal. *Oecologia* 67(2):244-249.
- Gibson, D. J., & Menges, E. S. 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratiola ericoides*. *Journal of Vegetation Science* 5(3):337-346.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34(5):959-972.
- Godley, E. J. 1979. Flower biology in New Zealand. *New Zealand journal of botany* 17(4):441-466.
- Grant, M. C., & Mitton, J. B. 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution* 914-918.
- Henry, I. M., Akagi, T., Tao, R., & Comai, L. 2018. One hundred ways to invent the sexes: theoretical and observed paths to dioecy in plants. *Annual Review of Plant Biology* 69:553-575.
- Hultine, K. R., Grady, K. C., Wood, T. E., Shuster, S. M., Stella, J. C., & Whitham, T. G. 2016. Climate change perils for dioecious plant

- species. *Nature Plants* 2(8):16109.
- Hyland, B. P. M. 1989. A revision of Lauraceae in Australia (excluding *Cassytha*). *Australian Systematic Botany* 2(2):135–367.
- Ibarra Manríquez, G., & Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79(4):383–394.
- Iglesias, M. C., & Bell, G. 1989. The small-scale spatial distribution of male and female plants. *Oecologia* 80(2):229–235.
- Isogimi, T., Matsushita, M., Watanabe, Y., & Nakagawa, M. 2011. Sexual differences in physiological integration in the dioecious shrub *Lindera triloba*: a field experiment using girdling manipulation. *Annals of botany* 107(6):1029–1037.
- Kim, J. W. 1990. A syntaxonomic scheme for the deciduous oak forests of South Korea. *Abstracta Botanica* 51–81.
- Kim, J. W. 1992. Vegetation of northeast Asia. On the syntaxonomy and syngelography of the oak and beech forests. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Formal-und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien.
- Kimmins, J. P. 2004. Forest ecology: a foundation for sustainable management and environmental ethics in forestry. Mc Graw-Hill Inc., New York.
- Kitajima, K., & Fenner, M. 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Cabi, pp. 331–359.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biological*

Reviews 17(1):46–67.

Li, H. W., Li, J., Huang, P. H., Wei, F. N., Cui, H. B. & Van der Werff, H. 2008. Lauraceae. In: Wu, Z. Y., Hong, D. Y. & Raven, P. H. (Eds.) Flora of China, vol. 7. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, pp. 142–159.

*Lindera obtusiloba* Blume in GBIF Secretariat. 2017. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2019-04-04.

Lloyd, D. G. 1972. Breeding systems in *Cotula* L.(Compositae, Anthemideae). New Phytologist 71(6):1181–1194.

Lloyd, D. G. 1973. Sexual dimorphism in *Cotula* (Compositae). In: Genetics (Vol. 74, No. JUN, pp. S161–S161).

Lloyd, D. G. 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. The American Naturalist 120(5):571–585.

Lloyd, D. G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. New Zealand Journal of Botany 23(4):707–722.

Lloyd, D. G., & Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. The Botanical Review 43(2):177–216.

Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. Growth Development and Aging 56:269–269.

McPherson, E. G., van Doorn, N. S., & Peper, P. J. 2016. Urban tree database and allometric equations. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-253. Albany, CA: US Department of Agriculture,

- Forest Service, Pacific Southwest Research Station. 86 p., 253.
- Meagher, T. R. 1981. Population biology of *Chamelirium luteum*, a dioecious lily. II. Mechanisms governing sex ratios. *Evolution* 557-567.
- Meagher, T. R. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 254-264.
- Meagher, T. R. 1992. The quantitative genetics of sexual dimorphism in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). I. Genetic variation. *Evolution* 46(2):445-457.
- Milne, R. I., & Abbott, R. J. 2002. The origin and evolution of Tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research* 38:281-314.
- Ming, R., Bendahmane, A., & Renner, S. S. 2011. Sex chromosomes in land plants. *Annual Review of Plant Biology* 62:485-514.
- Muenchow, G. E. 1987. Is dioecy associated with fleshy fruit?. *American Journal of Botany* 74(2):287-293.
- Nicotra, A. B. 1998. Sex ratio variation and spatial distribution of *Siparuna grandiflora*, a tropical dioecious shrub. *Oecologia* 115(1-2):102-113.
- Opler, P. A., & Bawa, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32(4):812-821.
- Osunkoya, O. O. 1999. Population structure and breeding biology in relation to conservation in the dioecious *Gardenia actinocarpa* (Rubiaceae) - a rare shrub of North Queensland rainforest. *Biological Conservation* 88(3):347-359.

- Ouborg, N. J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos* 298-308.
- Oyama, K., & Dirzo, R. 1988. Biomass allocation in the dioecious tropical palm *Chamaedorea tepejilote* and its life history consequences. *Plant Species Biology* 3(1):27-33.
- Pandey, S. K., & Shukla, R. P. 2003. Plant diversity in managed sal (*Shorea robusta* Gaertn.) forests of Gorakhpur, India: species composition, regeneration and conservation. *Biodiversity & Conservation* 12(11):2295-2319.
- Percy, D. M., & Cronk, Q. C. B. 1997. Conservation in relation to mating system in *Nesohedyotis arborea* (Rubiaceae), a rare endemic tree from St Helena. *Biological Conservation* 80(2):135-145.
- Pickup, M., & Barrett, S. C. 2013. The influence of demography and local mating environment on sex ratios in a wind pollinated dioecious plant. *Ecology and evolution* 3(3):629-639.
- Ramp, P. F., & Stephenson, S. N. 1988. Gender dimorphism in growth and mass partitioning by box-elder (*Acer negundo* L.). *American Midland Naturalist* 420-430.
- Renner, S. S., & Ricklefs, R. E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82(5):596-606.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*



101(10):1588-1596.

- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 39(2):172-192.
- Rocheleau, A. F., & Houle, G. 2001. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Corema conradii* (Empetraceae). *American Journal of Botany* 88(4):659-666.
- Rohwer, J.G. 1993. Lauraceae. In: Kubitzki, K., Rohwer, J.G. & Bittrich, V. (Eds.) *The families and genera of vascular plants*, vol. 2. Springer, Berlin.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M., & Herbst, D. R. 1995a. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76(8):2517-2529.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M., & Herbst, D. R. 1995b. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76(8):2530-2543.
- Sakai, A. K., & Weller, S. G. 1991. Ecological aspects of sex expression in subdioecious *Schiedea globosa* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 78(9):1280-1288.
- Sakai, A. K., & Weller, S. G. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 1-31). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Saxena, A. K., & Singh, J. S. 1984. Tree population structure of certain Himalayan forest associations and implications concerning

- their future composition. *Vegetatio* 58(2):61–69.
- Sinclair, J. P., Emlen, J., & Freeman, D. C. 2012. Biased sex ratios in plants: theory and trends. *The Botanical Review* 78(1):63–86.
- Smith, J. M. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9(1):31–56.
- Stehlik, I., Friedman, J., & Barrett, S. C. 2008. Environmental influence on primary sex ratio in a dioecious plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(31):10847–10852.
- Steiner, K. E. 1988. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa. *American Journal of Botany* 75(11):1742–1754.
- Tanurdzic, M., & Banks, J. A. 2004. Sex-determining mechanisms in land plants. *The Plant Cell* 16(suppl 1), S61–S71.
- Taylor, D. R., & Ingvarsson, P. K. 2003. Common features of segregation distortion in plants and animals. *Genetica* 117(1):27–35.
- Thomson, J. D., & Barrett, S. C. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *The American Naturalist* 118(3):443–449.
- Thomson, J. D., & Brunet, J. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. *Trends in Ecology & Evolution* 5(1):11–16.
- Turner, I. M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica* 146–154.
- Van der Pijl, L. 1978. Reproductive integration and sexual disharmony in floral functions. In: Richards, A. J. (Eds) *The pollination of flowers by insects* pp. 79–88.

- Vasiliauskas, S. A., & Aarssen, L. W. 1992. Sex ratio and neighbor effects in monospecific stands of *Juniperus virginiana*. *Ecology* 73(2):622–632.
- Walas, Ł., Mandryk, W., Thomas, P. A., Tyrała-Wierucka, Ż., & Iszkuło, G. 2018. Sexual systems in gymnosperms: a review. *Basic and Applied Ecology* 31:1–9.
- Wall, W. A., Hohmann, M. G., Walker, A. S., & Gray, J. B. 2013. Sex ratios and population persistence in the rare shrub *Lindera subcoriacea* Wofford. *Plant Ecology* 214(9):1105–1114.
- Wallace, C. S., & Rundel, P. W. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. *Oecologia* 44(1):34–39.
- Waser, N. M. 1984. Sex ratio variation in populations of a dioecious desert perennial, *Simmondsia chinensis*. *Oikos* 343–348.
- Weller, S. G., & Sakai, A. K. 1990. The evolution of dicliny in *Schiedea* (Caryophyllaceae), an endemic Hawaiian genus. *Plant Species Biology* 5(1):83–95.
- Wright, R. D. 1994. Sex ratio and success, an assessment of *Lindera melissifolia* in Arkansas. *Journal of the Arkansas Academy of Science* 48(1):230–233.
- Ye, J. W., Bai, W. N., Bao, L., Wang, T. M., Wang, H. F., & Ge, J. P. 2017. Sharp genetic discontinuity in the aridity sensitive *Lindera obtusiloba* (Lauraceae): solid evidence supporting the Tertiary floral subdivision in East Asia. *Journal of Biogeography* 44(9):2082–2095.

## Abstract

### Population structure and growth characteristics of *Lindera obtusiloba* Blume in *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. stands on Mt. Joongwang

Ji Sun Jung

Major in Forest Environmental Science

Department of Forest Science

The Graduate School

Seoul National University

*Lindera obtusiloba* Blume, a dioecious shrub, is widely distributed in Korean forests. This study was conducted to provide the information on growth characteristics and population structure of *L. obtusiloba*, considering different ecological responses of male and female to forest environment. Various growth and life history traits, sex ratio and spatial distribution patterns of *L. obtusiloba* population in *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. stands on Mt. Joongwang were investigated. The sex ratio of *L. obtusiloba* population was 0.53, and there was no significant difference. As age and size increased, density of males has increased. While there was no significant differences in mean height between mature male and female, mean diameter of root

collar was 11.41 cm for male and 9.67 cm for female ( $P < 0.01$ ). Mean number of old ramet was 3.52 for male and 3.09 for female ( $P < 0.01$ ), and mean number of new ramet was 4.51 for male and 3.53 for female ( $P < 0.01$ ). This sexual dimorphism increased with the increase of the density and coverage of overstory trees, the surface rock coverage, and the soil organic matter contents. Sexual dimorphism was also observed in various life history traits of male and female *L. obtusiloba*. While male had a longer lifespan and invested more resources in flowering than female ( $P < 0.001$ ), female relatively invested more resources in fruiting. No significant difference was found between male and female in mean age at first reproduction as 20.4 years for male and 20.3 years for female—and in mean height at first reproduction— 2.62 m for male and 2.72 m for female. Mean age and mean height of non-reproductives were 13.2 years and 1.67 m, respectively, and non-reproductive was found to remain immature at the maximum age of 28 years old. No significant spatial segregation between male and female was observed and *L. obtusiloba* individuals were randomly distributed between reproductives, between reproductives and non-reproductives, and between upper trees and total individuals. *L. obtusiloba* had average 7.72 ramets and it seemed to have regeneration strategy by generating multiple ramets. However, the light environment controlled by overstory trees influenced the emergence and survival of non-reproductives. The overstory trees and forest floor characteristics affected the sexual dimorphism in the growth and life history traits of *L. obtusiloba* individuals, sex ratio

structure and regeneration strategy of the *L. obtusiloba* population. The difference in ecological responses of the sexes to overstory structure and forest floor conditions should be carefully considered in forest management activities.

**Keywords:** Dioecy, Shrub, Population structure, Growth characteristics, Sex ratio, Sexual dimorphism, Random distribution, Regeneration

**Student number:** 2017-22130